Untersuchungen über das Leben der Drohnen, insbesondere Ernährung und Geschlechtsreife

INAUGURAL-DISSERTATION

zur

Erlangung der Doktorwürde

der

Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät

der Freien Universität Berlin

vorgelegt von

Bärbel Mindt

aus Berlin

Berlin 1960

1961

R. UNIV.
BIBLIOTHEEK
LEIDEN

1. Referent : Prof. Dr. W. Klosa
2. Referent : Prof. Dr. K. Günther

Tag d. mündl. Prüfung : 3. 7. 1960
Tag d. Promotion : - 9. Dez. 1961

UNTERSUCHUNGEN ÜBER DAS LEBEN DER DROHNEN, INSBESONDERE ERNÄHRUNG UND GESCHLECHTSREIFE[1])

Studies on the life of drones, especially their nutrition and sexual maturity. — Des recherches sur la vie des faux-bourdons, spécialement leur nutrition et maturité sexuelle. — Delle ricerche sulla vita degli fuchi, specialmente sulla loro nutrizione e maturità sessuale.

Von Bärbel Mindt

Zoologisches Institut der Freien Universität Berlin. — Direktor: Prof. Dr. W. Ulrich.

(Eingegangen: Januar 1961)

Gliederung

Literatur 9
Material und Methode 12
I. Entwicklung der Drohnen 14
II. Die Stockdrohnen 14
A. Beobachtungen über den Tageslauf der Stockdrohnen 14
B. Untersuchungen über die Fütterung der Stockdrohnen 15
C. Untersuchungen zur Frage, welche der drei Bienenwesen ihren Honigblasen· inhalt erbrechen können 17
III. Flugdrohnen 19
IV. Das Verfliegen 19
V. Nahrung 19
A. Die Nahrung der Stockdrohnen 19
A1. Untersuchungen über die Art der Nahrung 19
A2. Untersuchungen zur Herkunft der Nahrung . . . . . .
B. Die Nahrung der Flugdrohnen 23
VI. Geschlechtsreife. Untersuchungen über Faktoren, die die Geschlechtsreife der Drohnen beeinflussen können 23
A. Untersuchungen über den Einfluß der Imaginalnahrung 24
B. Untersuchungen über den Einfluß des Fluges auf die Geschlechtsreife 27
VII. Paarung 29
VIII. Drohnenabtrieb 29
Schlußbetrachtung 29
Zusammenfassung 30
Literaturverzeichnis 31

Was wir über das Leben der Drohnen wissen, ist wenig, verglichen mit unseren Kenntnissen über die anderen Glieder des Bienenvolkes. Das liegt vielleicht daran, daß die Drohnen am Geschehen im Bienenvolk keinen auffälligen Anteil haben. Ihre nach heutigen Kenntnissen einzige Aufgabe ist die Begattung einer jungen Königin. Dieser Vorgang findet aber außerhalb des Volkes statt und entzieht sich dem Beobachter.

Um ein abgerundetes Bild vom Leben der Drohnen zu erhalten, müßten die Themen Entwicklung, Stockdrohnen[2]), Flugdrohnen[2]), Verfliegen, Nahrung, Geschlechtsreife, Paarung und Drohnenabtrieb erschöpfend behandelt werden. Mit vorliegender Arbeit wurde versucht, einen Beitrag zur Kenntnis des Drohnenlebens zu geben. Im Mittelpunkt meines Interesses haben dabei die Probleme Nahrung und Geschlechtsreife gestanden.

Meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. Werner Ulrich, möchte ich aufrichtig für die während der Arbeit gewährte Anregung und Unterstützung danken. Herzlich verbunden bin ich Fräulein Dr. Irmgard Hoffmann für ihre rege Anteilnahme und für zahlreiche imkerliche Ratschläge, sowie Herrn Dr. Dieter Lau für seine stete Hilfsbereitschaft. Auch Herrn Dr. Werner Peters möchte ich für sein Interesse an meiner Arbeit danken.

Literatur

Viele wertvolle Einzelheiten über Drohnen kann man den Gesamtdarstellungen des Bienenlebens entnehmen. Es seien vor allem die Werke von v. Buttel-Reepen (1915), Zander (1947) und Ribbands (1953) erwähnt. Wissenschaftliche Untersuchungen, die sich allein mit Drohnen befassen, sind nicht allzu zahlreich, dafür findet man öfter in Arbei-

[1]) D 188. — Gekürzte Fassung einer Dissertation an der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät der Freien Universität Berlin. Die Originalarbeit mit sämtlichen Abbildungen befindet sich im Zoologischen Institut der Freien Universität Berlin.

[2]) Die unterscheidende Bezeichnung Stockdrohne (bis zum ersten Ausflug) und Flugdrohne wurde aus später ersichtlichem Grunde eingeführt.

ten über andere Bienenthemen Nebenergebnisse über Drohnen. Sehr aufschlußreich können gelegentliche Beobachtungen von Imkern sein. Wertvolle, aber nicht vollständige Übersichten über das Schrifttum geben CRANE (1954) und LECOMTE (1958). Ich möchte mich dahingehend beschränken, daß ich die verschiedenen Gesichtspunkte, unter denen das Thema Leben der Drohnen behandelt wurde, anführe.

Die Frage der Geschlechtsbestimmung bei Bienen ist frühzeitig von DZIERZON (1845) aufgeworfen worden. Seine Theorie, daß befruchtete Eier Weibchen, dagegen parthenogenetisch sich entwickelnde Eier Männchen liefern, konnte durch Vererbungsexperimente von NEWELL (1915) sowie cytologische Untersuchungen von PETRUNKEWITSCH (1901), MEVES (1907), NACHTSHEIM (1913) und WOLF (1960) bewiesen werden. Im Zusammenhang mit Untersuchungen über den *Entwicklungsablauf* der beiden anderen Bienenwesen wurde auch derjenige der Drohnen aufgeklärt (s. ZANDER 1947). Über Ontogenese und Morphologie der Drohnen sind wir durch die zusammenfassende Darstellung von ZANDER (1951) unterrichtet. Besonders umstritten ist noch immer die Frage, ob der Futtersaft, mit dem die Drohnenmaden aufgezogen werden, qualitativ dem der Arbeiterinnenmaden entspricht oder ob er eine gänzlich andere Futterart darstellt. (v. PLANTA 1888, KÖHLER 1922, GONTARSKI 1949, HAYDAK 1950 und 1958, v. RHEIN 1951). Während die Brutpflegetätigkeit gegenüber Königinnen- und Arbeiterinnenmaden Gegenstand zahlreicher Beobachtungen gewesen ist, gibt es nur eine entsprechende über Drohnen (LEVENETS 1956 a).

Unter den *Stockdrohnen* werden im folgenden 1- bis etwa 8tägige Drohnen verstanden, die sich in dem Lebensabschnitt zwischen Schlüpfen und erstem Ausflug befinden. Diese Drohnen haben bisher kaum Interesse erwecken können. Einzig die Frage, ob sie ihre ganze Nahrung von Arbeiterinnen verfüttert bekommen, ob sie sich selbst mit Honig versorgen oder ob beides vorkommt, ist infolge einiger widersprechender Beobachtungen längere Zeit umstritten gewesen (SPITZNER 1795, DZIERZON 1849, BERLEPSCH 1873, PEREPELOVA 1928, ALPATOV und SAFYANOVA 1950).

Nach neueren Untersuchungen (LEVENETS 1956a, FREE 1957) werden Drohnen in den ersten Lebenstagen nur von Arbeiterinnen gefüttert. Es folgt eine Periode, während der sie noch gefüttert werden, aber z. T. schon selbst Honig aus den Zellen nehmen. Sind sie älter als eine Woche, fressen sie nur noch selbst und betteln auch nicht mehr.

Ganz unvermittelt ist ein neues Problem aufgetaucht. GÖSSWALD und KLOFT (1958) fütterten Drohnen mit radioaktivem Zuckerwasser und setzten sie zu Arbeiterinnen. Nach einiger Zeit konnten sie die Radioaktivität in den Arbeiterinnen nachweisen. Daraus schlossen sie, daß die Drohnen aktiv ihren Honigblaseninhalt an die Arbeiterinnen verfüttert hatten. Sie vermuteten daraufhin, daß die Drohnen im Stock bei der Nektarweitergabe eine Rolle spielen.

Die *Fluggewohnheiten* der Drohnen sind relativ häufig untersucht worden, und zwar vorwiegend von statistischen Gesichtspunkten aus. So sind wir informiert über die Anzahl und Dauer der Flüge, (HOWELL und USINGER 1933, KURENNOI 1954, ÖRTEL 1956) über die Flugzeit (ZANDER 1947, HOWELL und USINGER 1933, KURENNOI 1954, ÖRTEL 1956), über die Flugweite (KLATT 1929, BÖTTCHER 1947, KOSKA 1955, PEER 1957) sowie den Umkreis, in dem sich Drohnen orientierten (LEVENETS 1954, ÖRTEL 1956). Zu dem, was Flugdrohnen während ihrer Abwesenheit vom Stock treiben, gibt es noch keine Untersuchungen und nur sehr wenige Anhaltspunkte. Da man niemals Drohnen auf einer Blüte antrifft, wird allgemein angenommen, daß Drohnen außerhalb des Stockes keine Nahrung zu sich nehmen und sich vermutlich die ganze Zeit während ihrer Abwesenheit vom Stock im Flug befinden. Es gibt zahlreiche Berichte über Ansammlungen von Drohnen, die in der Art eines Bienenschwarms ein erregtes Flugspiel vollführen (DOOLITTLE 1892, ALFONSUS 1894, FÜRST 1920, STUMROLL1920, v. BUTTEL-REEPEN 1923, PYRAL 1940, MÜLLER 1950, DIAZ 1955, JEAN-PROST 1957, BISCHOFF, pers. Mitt. 1958 [3]). Von

[3]) Prof. BISCHOFF beobachtete 1951 zwei Drohnenansammlungen.

verschiedenen Seiten wurde die Frage aufgeworfen, warum Drohnen nur an bestimmten Tagen und vorwiegend zu einer bestimmten Tageszeit ausfliegen. Eine Zusammenstellung hierüber findet sich bei LECOMTE 1958.

Unter dem *Verfliegen* der Drohnen versteht man die Tatsache, daß Drohnen im Gegensatz zu Arbeiterinnen, zumindest während der Fortpflanzungszeit, ungehindert in allen Völkern verkehren können. In welchem Maße sie davon Gebrauch machen, darüber gibt es bisher nur widersprechende Meinungen (BUTLER 1939, LEVENETS 1951, GÖTZE 1954). Von LEVENETS (1951) wurde untersucht, welche Faktoren das Verfliegen der Drohnen beeinflussen können.

Direkte Untersuchungen, beispielsweise chemische Analysen, liegen über die *Nahrung* der Drohnen nicht vor. Es wurde versucht, die Frage nach der Art der Nahrung auf indirektem Wege zu klären, wobei stets die Alternative Futtersaft oder Honig bestand. Aus der Beobachtung, daß Arbeiterinnen, die Drohnen füttern, ihrem Alter nach Brutammen sind, wurde vermutet, daß Drohnen Futtersaft erhalten (PEREPELOVA 1928, ALPATOV und SAFYANOVA 1950, FREE 1957). Denselben Schluß zogen ALPATOV und SAFYANOVA 1950 aus der Lebensdauer von frisch geschlüpften Drohnen, die ohne Futter gehalten wurden und nur durch ein Drahtgitter Rüsselkontakt mit jeweils verschieden alten Arbeiterinnen hatten. Die Drohnen lebten am längsten, wenn die Arbeiterinnen im Brutammenalter waren. NIXON und RIBBANDS (1952) fanden eine sehr geringe Radioaktivität in den Drohnen, nachdem sie im Volk radioaktives Zuckerwasser verfüttert hatten. Andererseits gaben Arbeiterinnen radioaktives Zuckerwasser durch ein Drahtgitter hindurch an hungrige Drohnen weiter (ÖRTEL, EMERSON und WHEELER 1953). Ebenfalls mit Hilfe von radioaktivem Zuckerwasser stellten GÖSSWALD und KLOFT (1958) an isolierten Tieren fest, daß die Drohnen „... *in Hinsicht auf Qualität und Quantität der erhaltenen Nahrung den Arbeiterinnen gleichzusetzen sind.*" Versuche von ORÖSI-PAL (1959) mit Arbeiterinnen, deren Honigblaseninhalt bzw. Schlunddrüsen angefärbt wurden, weisen ebenfalls darauf hin, daß Drohnen mit Honig gefüttert werden. Zusammenfassend ist festzustellen, daß über die Nahrung der Drohnen bisher keine Klarheit besteht.

Über Entwicklung und Bau der Geschlechtsorgane sind wir vor allem durch die Untersuchungen von KOSHEVNIKOW (1891), MICHAELIS (1900), SNODGRASS (1910), ZANDER, LÖSCHEL und MEIER (1916) BISHOP (1920), ARNHART (1937), FYG (1952) und WOYKE (1958) ausgezeichnet informiert. Die Spermiogenese spielt sich in der Hauptsache während der Larvenzeit ab und ist bei der 5tägigen Puppe vollständig abgeschlossen. Bei der frisch geschlüpften Drohne nehmen die mit Spermien prall gefüllten Hoden einen großen Teil des Abdomens ein. In diesem Stadium ist die Drohne noch nicht *geschlechtsreif*, sie muß noch eine Reifeperiode von 8—12 Tagen durchmachen, während der vor allem die Schleimbildung sowie eine Spermienwanderung erfolgt. Die Sekretionstätigkeit der Schleimdrüsen beginnt bereits einige Tage vor dem Schlüpfen der Drohne, befindet sich aber erst bei der 1—2 Tage alten Imago auf voller Höhe. Am 6.—7. Tag ist die Schleimbildung beendet (BISHOP 1920). Etwa vom 3.—8. Lebenstag wandern die Spermien aus den Hoden in die Samenblasen. Sperma sowie Schleim bleiben bis zur Begattung in ihrem jeweiligen Behälter (BISHOP 1920, KURENNOI 1953a). Im Verlauf der Spermienwanderung schrumpfen die Hoden kontinuierlich. Bei der Kopulation stülpt die Drohne den Endophallus aus. Dieser Vorgang, verbunden mit einer Ejakulation von Sperma und Schleim, kann in einem gewissen Grade experimentell erreicht werden durch Reizung der Drohne (Druck auf Thorax oder Abdomen, Decapitieren, Betäuben mit Chloroform oder Äther etc.). Von dieser Stülpfähigkeit im Experiment wird im allgemeinen auf die Reaktion bei einer Begattung geschlossen, d. h. eine Drohne, die „stülpen" kann, wird als geschlechtsreif betrachtet. Über die Beziehung zwischen Flugbetätigung und Stülpfähigkeit findet man widersprechende Angaben (KURENNOI 1954, WOYKE 1955). Nach KURENNOI (1953) ist eine regelmäßige Flugausübung notwendig für ein normales Stülpvermögen der

Drohnen. Dagegen verwendete LAIDLAW (1954) erfolgreich Drohnen zur künstlichen Besamung, die er im Vatervolk vom Schlüpfen an gefangen hielt und erst kurz vor der Samenentnahme aus dem Volk fing und stülpen ließ.

Einen großen Teil unserer Kenntnisse über die *Paarung* der Honigbiene sowie zusammenfassende Darstellungen über das Schrifttum verdanken wir FYG (1952), S. und F. RUTTNER (1953 und 1954), HAMMANN (1955), F. RUTTNER (1956 a und b, 1957), WOYKE und F. RUTTNER (1958), LECOMTE (1958), F. RUTTNER in BÜDEL-HEROLD (1960).

Eingehende Untersuchungen zu dem interessanten Problem des *Drohnenabtriebs* sind noch nicht unternommen worden. Die Ursachen sind wahrscheinlich vielfältiger Art (LEVENETS 1956 b, GYGLY 1959, FREE 1957). Über die Todesursache der Drohnen ist weder beim Drohnenabtrieb noch beim Alterstod Genaues bekannt. Ebenso ist die Frage ungeklärt, ob wirklich alle Drohnen im Herbst ein Ende finden oder ob einige überleben (LAVREKHIN 1947, KALNITZNI 1949).

Material und Methode

Die Untersuchungen wurden in den Jahren 1958 und 1959 im Zoologischen Institut der Freien Universität Berlin an Heidebienen durchgeführt. Eine wichtige Voraussetzung für meine Arbeit war, den ganzen Sommer über frisch geschlüpfte Drohnen zu haben. Von Anfang Mai bis Mitte Juni wurden daher in Abständen von $^1/_2$ — 1 Woche leere Drohnenwaben in verschiedene Völker zum Bestiften an den Rand des Brutnestes gehängt. Die verdeckelten Waben wurden im Brutschrank bei 35 ° C untergebracht. Da bekanntlich mit Fortschreiten der Jahreszeit das Bestreben der Völker, Drohnen zu ziehen, nachläßt, wurde bereits Mitte Juni die Möglichkeit ausgenutzt, aus Eiern unbegatteter Königinnen Drohnen zu erhalten. Hindert man junge Königinnen am Hochzeitsflug, beginnen sie trotzdem im Mittel 51 Tage nach dem Schlüpfen mit der Eiablage. Betäubt man sie im Alter von einigen Tagen mit CO_2, werden sie viel schneller drohnenbrütig (MACKENSEN 1947, BICHTLER 1952). Ich behandelte Königinnen nach Vorschrift eben genannter Autoren und setzte sie am 5. bzw. 6. Lebenstag je einem frisch gebildeten Fegling zu. Die Völkchen wurden in Einwaben-Begattungskästchen (nach ZANDER) untergebracht. Innerhalb von 14 Tagen hatten alle Königinnen mit dem Bestiften der inzwischen von den Arbeiterinnen gebauten Arbeiterwabe begonnen. Wegen der unnatürlichen Volkssituation wurden laufend Jungbienen zugesetzt. Aus diesen Völkchen erhielt ich nur Drohnen aus Arbeiterzellen. Der naheliegende Versuch, ein E.W.K. von vornherein mit einer Drohnenwabe zu versehen, war nicht erfolgreich, weil die unbegattete Königin in diesem Fall nicht stiftete. Um Drohnen normaler Größe zu erhalten, wurde ein Standvolk, dem leicht Drohnenwaben zugehängt werden konnten, mit einer drohnenbrütigen Königin beweiselt. Außerdem stand mir ein durch andere Umstände weisellos und drohnenbrütig gewordenes Volk zur Verfügung.

Um beim Beobachten das Alter von Drohnen bzw. Arbeiterinnen feststellen sowie jederzeit Tiere eines bestimmten Alters absammeln zu können, wurden frisch geschlüpfte Bienen vor dem Zusetzen in das jeweilige Versuchsvolk markiert. Alle an einem Tag gezeichneten Drohnen versah ich mit der gleichen Tagesnummer. Die Anzahl der zugesetzten bzw. wieder abgesammelten Tiere richtete sich nach der jeweiligen Versuchsanordnung. Den 2-Waben-Beobachtungsstöcken wurden täglich bis zu 30 Drohnen zugesetzt, aber immer nur so viele, daß ihre Anzahl insgesamt höchstens 100 Tiere betrug. Bei Standvölkern erhöhte ich die Anzahl der zugesetzten Drohnen auf täglich bis zu 100 Stück. Ich gab insgesamt nie mehr als 700 Drohnen zu. Die Zahl der ungezeichneten, also im Volk selbst aufgewachsenen Drohnen war in allen Versuchsvölkern relativ klein.

In Vorversuchen mußte festgestellt werden, ob frisch geschlüpfte Drohnen längere Zeit außerhalb des Volkes ohne Arbeiterinnen gehalten werden können. Nach ÖRTEL, EMERSON und WHEELER (1953) lebten gekäfigte Drohnen ohne Arbeiterinnen mit Zuckerwasser als einziger Nahrung höchstens 3,5 Tage. Die von ALPATOV und SAFYANOVA (1950) untersuchten Drohnen lebten sogar höchstens 30 Stunden. Beide Autoren nahmen als Erklärung für die Kürze der Lebensdauer die ungeeignete Nahrung an. In meinen Versuchen zeigte sich aber, daß die Ursache für das schnelle Verenden isolierter Drohnen nicht in der Nahrung lag. Die häufigste Todesursache war vielmehr das „Verkleben". Die Drohnen beschmierten sich mit dem angebotenen Futter, und da sie sich weder gegenseitig ableckten wie Arbeiterinnen, noch sich selbst von dem klebrigen Stoff befreien konnten, wurden sie durch verkrustete Futterreste bewegungsunfähig und

verhungerten bald. Die Drohnen wurden in einem Thermostaten bei 35 ° C gehalten. Untergebracht waren sie zu mehreren — bis zu 22 — in Schlüpfkäfigen (12 cm × 6 cm × 8 cm), die auch unter der Bezeichnung „Widdelkästchen" bekannt sind. Das Verkleben konnte ich in bestimmten Grenzen verhindern, indem ich Honig bzw. Zuckerwasser in waagerecht gelegte Wabenstückchen füllte. Futterteig brachte ich ebenfalls in einige Zellen eines Wabenstückchens und bot das Wasser davon getrennt in den Tränkröhrchen an. Zuckerteig wurde aus vier Teilen Puderzucker und etwa einem Teil Honig hergestellt, Pollenzuckerteig aus vier Teilen Zuckerteig und einem Teil Pollen. Das mittlere Alter aller 821 ohne Arbeiterinnen aufgezogenen Drohnen betrug 5,5 Tage. Die älteste Drohne zählte 22 Tage.

Für mehrere Versuche wurden Drohnen mit leerer Honigblase benötigt. Befanden sich Waben mit schlüpfender Drohnenbrut im Thermostaten, konnten Drohnen, die gerade ihren Zelldeckel abgenagt hatten, aus den Zellen gezogen werden. Vom Flug zurückkehrende Drohnen haben im allgemeinen nicht mehr allzuviel Vorrat in ihrer Honigblase. Solche ließ ich solange hungern, bis sie nicht mehr fliegen konnten, sondern nur noch zu einem ähnlichen „Lauffliegen" fähig waren, wie es BEUTLER (1937) von Bienen mit stark herabgesetztem Blutzuckergehalt beschrieb. Für die meisten Versuche waren flugfähige Drohnen jedoch zu alt. Vor allem wurden 2- bis 3tägige gebraucht. Um zu wissen, wie lange Drohnen nach Fütterung mit einer bekannten Menge Zuckerwasser hungern müssen, um eine leere Honigblase zu haben, mußte ich ihren Verbrauch kennen. Hierzu wurden Drohnen mit nachweislich leerer Honigblase (siehe oben) mit Zuckerwasser bekannter Konzentration (58 % oder 77 %) und Menge gefüttert. In verschiedenen Zeitabständen tötete ich die Tiere durch Zerdrücken des Thorax und ließ den Honigblaseninhalt auf Filtrierpapier auslaufen. Die Größe der Auslauffläche wurde planimetrisch [4]) bestimmt. Einer Vergleichskurve, die ich erhielt, indem ich eine Reihe Auslaufflächen bekannter Zuckerwassermengen ausmaß, konnte ich die Menge in cmm entnehmen. Die Differenz zwischen verfütterter Zuckerwassermenge und der restlichen in der Honigblase ergab die in den Mitteldarm übergetretene Zuckerwassermenge. Diese nahm ich als Maßstab für den Verbrauch einer Drohne. Das war möglich, weil Zuckerlösung sich weder während des Saugens noch während des Aufenthalts in der Honigblase der Drohne in ihrer Konzentration ändert (PASEDACH-POEVERLEIN 1941, s. a. Seite 22). Nach der Untersuchung von 54 Drohnen kann ich eine Aussage über die Größenordnung des Zuckerverbrauchs von Drohnen bei 35 ° C machen. Ein- bis dreitägige Drohnen verbrauchten 0,5 — 1,9 mg Zucker pro Stunde, im Mittel 1 mg. Ältere, flugfähige Drohnen benötigten 1 — 6 mg Zucker pro Stunde, im Mittel etwa 3 mg. Um Drohnen mit leerer Honigblase zu bekommen, ließ ich hungrige Tiere abends 5—10 cmm 77%iges Zuckerwasser saugen und brachte sie nachtsüber ohne Futter im Thermostaten unter. Am nächsten Vormittag, nach mindestens 15 Stunden, hatten alle Drohnen leere Honigblasen. Es erwies sich für die Versuche als günstig, daß jüngere Drohnen trotz leerer Honigblase längere Zeit lebensfähig sind, wogegen ältere, flugfähige meist nach 1 — 2 Stunden eingehen.

Zur Untersuchung von Honigblaseninhalten wurden die herauspräparierten Honigblasen in Insekten-Ringerlösung und Aqua dest. gewaschen und auf Filtrierpapier getrocknet. Sie wurden dann entweder angeschnitten, so daß der Inhalt auslaufen konnte, oder mit einer Kapillare angestochen. Vom Inhalt je einer Honigblase wurde refraktometrisch [5]) der Zuckergehalt bestimmt. Zur Bestimmung des pH-Wertes benutzte ich Spezialindikatorpapier der Fa. Merck. Die Untersuchung der Honigblaseninhalte auf ninhydrinpositive Substanzen und Zucker erfolgte durch eindimensionale, aufsteigende Papierchromatographie. Als Laufmittel verwendete ich Butanol, Eisessig, Wasser (4 : 1 : 1). Zum Sichtbarmachen der Zucker wurde Anilinphthalat verwendet. Weitere Chromatogramme wurden mit Ninhydrin, gelegentlich mit Isatin entwickelt (CRAMER 1958). Bei den geringen Mengen, die mir aus einer Honigblase zur Verfügung standen, konnte weder Zucker noch Eiweiß entfernt werden. Deshalb war es infolge Schwanzbildung meist nicht möglich, die ninhydrinpositiven Substanzen zu identifizieren. Nur Prolin konnte mit Hilfe einer Vergleichssubstanz (Fa. Merck) identifiziert werden. Schlunddrüsen von Arbeitsbienen wurden zur chromatographischen Untersuchung nach gründlichem Waschen in Insekten-Ringer und anschließendem Trocknen auf Filtrierpapier auf dem Chromatographierpapier zerdrückt.

Um entweder den Inhalt der Honigblase oder den der Schlunddrüsen zu markieren, wurden

---

[4]) Ein Planimeter wurde mir freundlicherweise vom Geographischen Institut unserer Universität zur Verfügung gestellt.

[5]) Frau Dr. SCHULZ-LANGNER, Institut für Bienenkunde Berlin-Dahlem, stellte mir dankenswerterweise ein Refraktometer zur Verfügung.

Vitalfärbungen an Arbeiterinnen vorgenommen. Das Verfahren soll erst im Zusammenhang mit den Ergebnissen erläutert werden.

I. Entwicklung der Drohnen

Wie jedem sich entwickelnden Bienenwesen wird auch der Drohnenmade ein schützender Raum, eine besondere, im Körper der Amme gebildete Nahrung und eine optimale, konstante Temperatur geboten. Ihr Futter ist vielleicht mit dem der Arbeitermaden identisch. Am 3. Larventag erfährt sie wie die anderen Bienenwesen einen Futterwechsel. Die Entwicklung der Drohnen verläuft also prinzipiell nach demselben Schema und unter denselben Voraussetzungen wie bei den Bienenweibchen.

II. Die Stockdrohnen

A. Beobachtungen über den Tageslauf der Stockdrohnen

Zum Leben der Stockdrohnen sind noch eine Reihe Fragen zu klären. Mich interessierte vor allem, welche Tätigkeiten die Drohnen ausüben und welche Beziehungen zwischen Arbeiterinnen und Drohnen der verschiedenen Altersstufen bestehen.

Eine einzelne Drohne wurde sofort nach dem Schlüpfen im Beobachtungsstock markiert und von da an bis zum ersten Ausflug am 9. Lebenstag tagsüber zwischen 8 und 16 Uhr täglich ca. 8 Stunden hintereinander beobachtet. Es war möglich, gleichzeitig einige weitere, meist gleichaltrige Drohnen zu beobachten.

Ungefähr 70 bis 80 % ihrer Zeit verbrachten alle beobachteten Drohnen, insgesamt 10 im Alter von 1 — 9 Tagen, ruhend, und zwar wechselten immer längere Ruhepausen mit kürzeren Aktivitätsperioden ab. Eine ruhende Drohne führt in Abständen von etwa 1—10 Minuten Atembewegungen aus, und zwar sind jedesmal ca. 5—10 Pumpbewegungen des Hinterleibes zu sehen. Der Übergang von Ruhepause zu Aktivitätsperiode wird meist durch Putzbewegungen eingeleitet. Über die Putzbewegungen der Drohnen schreibt Beecken (1934), daß sie viel träger seien als bei den Arbeiterinnen. Der Schmutz wird in den seltensten Fällen wie bei den Arbeiterinnen an die Hinterbeine abgegeben. Die Säuberung beschränkt sich nach seinen Beobachtungen auf Augen, Fühler und Pleuren. Ich sah Drohnen außerdem häufig ihre Flügel sowie das Abdomen mit den Hinterbeinen putzen. Einige wenige Drohnen beobachtete ich beim Putzen ihres Rüssels. Meist wurden die Putzhandlungen, die einige Sekunden bis zehn Minuten, meistens 1 — 2 Minuten dauerten, durch kürzere, minutenlange Ruhepausen oder langsames Vorwärtsschreiten unterbrochen. Gelegentlich unternahmen die Drohnen

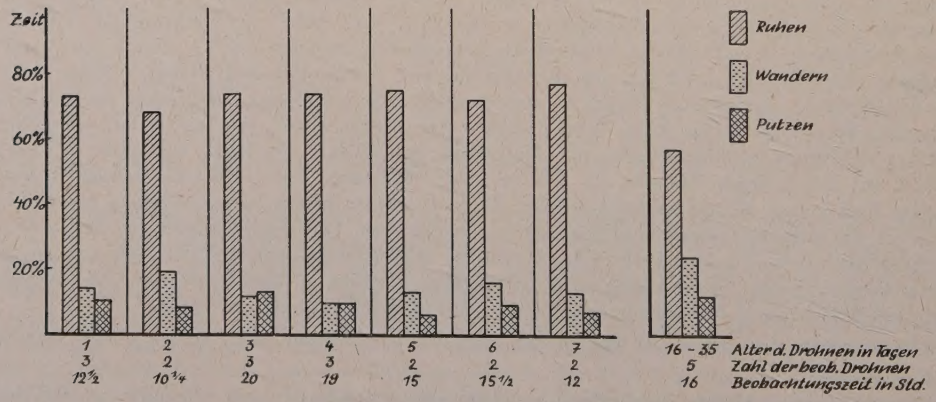

Abb. 1: Zeitliche Verteilung von Ruhen, Wandern und Putzen bei Stockdrohnen (1 — 7 Tage alt) und Flugdrohnen (16 — 35 Tage alt).

bis zu 15 Minuten dauernde Wanderungen über die Waben. Im Laufen putzten sie sich ab und zu, bettelten entgegenkommende Arbeiterinnen an oder steckten, wenn sie älter waren, ihren Kopf in eine Honigzelle. Längst nicht jede angebettelte Arbeiterin reagierte mit Füttern. Meist mußte eine Drohne längere Zeit bettelnd durch den Stock wandern, ehe sie gefüttert wurde.

Über die zeitliche Verteilung von Ruhe und einzelnen Aktivitäten gibt ein Diagramm (Abb. 1) Auskunft. Regelrechte Arbeiten wurden von den Drohnen nicht verrichtet. Die Feststellung von Gösswald und Kloft (1958), daß Drohnen andere Bienen füttern können und vermutlich bei der Nektarweitergabe eine Rolle spielen (siehe Seite 10), konnte ich nicht bestätigen.

Die Arbeiterinnen, die 1- bis 7tägige Drohnen fütterten, befanden sich, übereinstimmend mit den Beobachtungen von Free (1957), zum großen Teil im Brutpflegealter. Andererseits war eine beträchtliche Anzahl darunter, die ihrem Alter nach keine Pflegebienen waren.

Es geschieht relativ häufig, daß eine ruhende Drohne von einer vorbeilaufenden Biene allem Anschein nach unabsichtlich angestoßen wird. Ich beobachtete auch einen merkwürdigen Vorgang, bei dem ruhende Drohnen — wir würden sagen — absichtlich gestört wurden. In allen Fällen stieß eine Arbeiterin scheinbar zufällig auf die betreffende Drohne und begann sofort, sie mit ihren Mandibeln zu benagen. Bevorzugt wurden die Flügelwurzeln, aber auch der gesamte Thorax sowie die Stirngegend wurde bearbeitet (s. Abb. 2). Die Reaktion der Drohne hing von der Intensität und Dauer dieses Benagens ab. In seltenen Fällen reagierte die Drohne überhaupt nicht, sondern ruhte friedlich weiter. Eine häufig beobachtete, prompte Reaktion war, daß die Drohne ihre Flügel spreizte und gleichzeitig Kopf und Abdomen senkte, so daß eine Art Buckel zustande kam. Zuweilen begann die Drohne auch mit Putzbewegungen. In allen Fällen, in denen Drohnen derart behandelt wurden, hatte ich den Eindruck, daß es ihnen unangenehm sei, denn sie machten früher oder später erfolgreiche Versuche, die nagende Biene abzuschütteln. Danach war es meist mit der Ruhe vorbei. Die Drohne begann mit Putzen u. a. Es konnte beobachtet werden, daß eine Biene, die gerade von einer Drohne abgelassen hatte, unmittelbar darauf die nächste ihr begegnende in der gleichen Weise behandelte. Eine Arbeiterin wurde dabei beobachtet, wie sie in einer Gruppe ruhender Drohnen von einer zur anderen lief und sie in der oben beschriebenen Weise benagte. Die so aufgestörten Drohnen störten ihrerseits die Nachbardrohnen auf, so daß binnen kurzem die ganze Gruppe in Bewegung war.

Abb. 2: Eine Drohne wird von einer Arbeiterin seitlich am Thorax benagt. (Einer Photographie nachgezeichnet)

Was dieses seltsame Benagen zu bedeuten hat, ist unklar. Es wurde ab Mai beobachtet, und zwar ausschließlich an warmen, sonnigen Tagen, an denen lebhafter Flug herrschte. Die Art der Behandlung ähnelte auffallend der beim Drohnenabtrieb, nur waren Intensität und Ausdauer der Arbeiterinnen geringer.

B. Untersuchungen über die Fütterung der Stockdrohnen

Wie läuft rein technisch der Fütterungsvorgang zwischen Biene und Drohne ab, bzw. woher stammt die Flüssigkeit, mit der die Stockdrohne gefüttert wird? Rein theoretisch kann man sich drei Möglichkeiten vorstellen. Entweder die angebettelte Biene erbricht ihren Honigblaseninhalt, sie läßt der Drohne Sekrete aus den Schlunddrüsen entgegen-

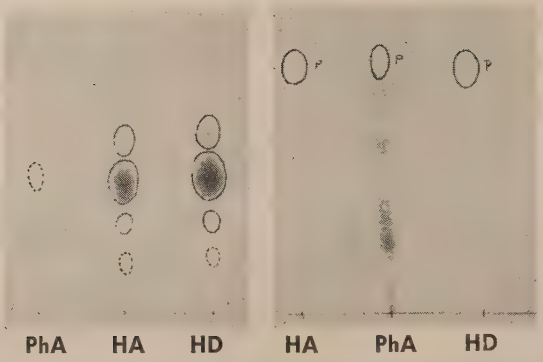

Abb. 3 und 4: Chromatogramme von Schlunddrüsen (PhA) und Honigblaseninhalt der Arbeiterin (HA) sowie Honigblaseninhalt der Drohne (HD) nach einer Fütterung (vgl. Text). Abb. 3: Mit Anilinphthalat auf Zucker entwickelt. Die Flecken waren hellgelb bis dunkelbraun. Abb. 4: Mit Ninhydrin entwickelt. P = Prolin.

fließen oder sie bietet ihr gleichzeitig beides an. Methodisch wurden zwei Möglichkeiten ausgenutzt, um den Fütterungsvorgang zu untersuchen:

1. Nach einer beendeten Fütterung wurden Honigblaseninhalt der gefütterten Drohne sowie Honigblaseninhalt und Schlunddrüsen der Arbeiterin vergleichend untersucht.
2. Vor einer Fütterung wurden entweder der Honigblaseninhalt oder der Schlunddrüseninhalt der betreffenden Arbeiterin markiert.

Bei beiden Methoden wurde darauf geachtet, daß die Bienen, die im Versuch die Drohnen füttern sollten, im Brutpflegealter waren und mit Zuckerwasser gefüllte Honigblasen hatten. Die Drohnen waren im Stockdrohnenalter und hatten leere Honigblasen.

1. In 14 von insgesamt 15 Versuchen stimmten nach einer Fütterung Zuckergehalt und pH-Wert der Honigblaseninhalte von Drohne und Arbeiterin überein. Da andererseits bezüglich pH-Wert und Zuckergehalt zwischen den einzelnen Versuchen zum Teil erhebliche Unterschiede bestanden, kann man annehmen, daß zumindest der größte Teil der verfütterten Flüssigkeit aus der Honigblase der betreffenden Arbeiterin stammt. Die chromatographische Untersuchung auf Zucker in 12 Versuchen zeigte, daß nach einer Fütterung in der Honigblase von Drohne und Arbeiterin die Zucker übereinstimmten (siehe Abb. 3). Da es mir nur auf diese Übereinstimmung ankam, konnte ich auf eine Identifizierung der vier verschiedenen Zucker verzichten. In den Pharynxdrüsen waren entweder kein Zucker oder nur äußerst geringe Spuren davon nachweisbar. In 14 Versuchen wurden die Chromatogramme mit Ninhydrin entwickelt. In fünf Fällen waren nach einer Fütterung weder in der Honigblase der Drohne noch der Arbeiterin ninhydrinpositive Substanzen nachweisbar. In neun Fällen enthielten die Chromatogramme beider Honigblaseninhalte gleichermaßen geringe Spuren in einem übereinstimmenden Muster. Die Pharynxdrüsen zeigten immer ein typisches, aber davon abweichendes Muster von ninhydrinpositiven Substanzen (siehe Abb. 4). Diese Versuchsergebnisse zeigen, daß die Arbeiterinnen die Stockdrohnen nur mit Honigblaseninhalt fütterten und auch während des Erbrechens kein Sekret aus den Schlunddrüsen dazufließen ließen.
2. Zur Markierung des Honigblaseninhalts wurden hungrige Bienen im Alter von 7 bis 11 Tagen mit Zuckerwasser gefüttert, das mit Methylenblau oder Neutralrot angefärbt worden war. Einzeln wurden 1- bis 3tägige Drohnen mit leerer Honigblase hinzugesetzt. Sofort nach einer Fütterung wurde die Honigblase der Drohne untersucht. In allen Fällen befand sich die Farbzuckerlösung darin. Dieses Ergebnis hatte ich erwartet, da mir die Versuche von Örtel, Emerson und Wheeler (1953) und von Gösswald und Kloft (1958) mit radioaktivem Zuckerwasser bekannt waren (s. S. 11).

Eine Vitalfärbung von Drüsen des Bienenkörpers ist bisher durch Örösi-Pal (1956 und 1957) bekannt. Er hatte den jeweiligen Farbstoff entweder verfüttert oder auf operativem Wege in den Thorax gebracht. Die Methode, den Farbstoff — Neutralrot — auf operativem Wege in den Thorax zu bringen, konnte ich nicht anwenden, da sich in Vorversuchen die Schlunddrüsen fast gleichzeitig mit dem Darm anfärbten. Ich brachte den Farbstoff deshalb direkt in den Kopf. Der betäubten Biene wurde vorsichtig dorsal am Hinterkopf nur oberflächlich ein Stück der Chitindecke abgehoben. Dies gelingt durch einen schnellen Schnitt mit einer scharfen Präparierschere. Auf den leicht hervorquellenden Tropfen Körperflüssigkeit legte ich einige Partikel Farbstoff und paßte die abgeschnittene Decke möglichst genau wieder auf. In Vorversuchen stellte ich fest, daß die Schlunddrüsen in den meisten Fällen nach 10 — 20 Minuten völlig rot gefärbt waren. Erst nach längerer Zeit — etwa einer Stunde — war auch der Darm gefärbt. Um zu vermeiden, daß die Bienen vor der Operation ihren Honigblaseninhalt erbrechen, wurde die Betäubung mit Lachgas vorgenommen. Die operierten Arbeiterinnen wurden einzeln ohne Futter etwa 10 Minuten aufbewahrt. Danach setzte ich zu ca. 10 operierten Arbeiterinnen nacheinander einzelne 1 bis 3tägige Drohnen mit leerer Honigblase. War eine Drohne gefüttert worden, wurde sie sowie die Arbeiterin sofort untersucht.

In 23 Versuchen wurden 64 Fütterungen beobachtet und untersucht. Bei 13 Fütterungen waren die gewünschten Verhältnisse gegeben, das heißt der Honigblaseninhalt der Arbeiterin war farblos, ihre Schlunddrüsen dagegen gut gefärbt. In allen 13 Fällen war auch der Honigblaseninhalt der gefütterten Drohne völlig farblos. Dieses Ergebnis spricht ebenfalls dafür, daß junge Drohnen Honigblaseninhalt von den Arbeiterinnen verfüttert bekommen ohne gleichzeitigen Zusatz von Schlunddrüsensekreten. Während dieser Versuche veröffentlichte Örösi-Pal (1959) übereinstimmende Ergebnisse, die er mit einer von der meinen etwas abweichenden Methode der Vitalfärbung erhielt.

C. Untersuchungen zur Frage, welche der drei Bienenwesen ihren Honigblaseninhalt erbrechen können

Nach Gösswald und Kloft (1958) können Drohnen ihren Honigblaseninhalt aktiv an Arbeiterinnen verfüttern (siehe S. 10). Dies konnte ich nach meinen Beobachtungen (siehe S. 15) nicht bestätigen.

In diesem Zusammenhang interessierte, ob Drohnen bei Chloroformbetäubung oder „Nagelprobe" ebenso wie Arbeiterinnen „spucken", d. h. ihren Honigblaseninhalt quasi *passiv* erbrechen können. Um dies festzustellen, wurden die Versuchstiere zunächst mit gefärbter Zuckerlösung gefüttert, um evtl. geringe erbrochene Mengen besser feststellen zu können. Danach wurden sie entweder der „Nagelprobe" oder einer Betäubung mit Chloroform unterworfen.

Von 37 Drohnen reagierten 23 auf diese Reize hin mit Erbrechen ihres Honigblaseninhalts. Von diesen hatten 12 fast gleichzeitig oder kurz vorher gestülpt.

Um festzustellen, ob Drohnen füttern können, d. h. *aktiv* ihren Honigblaseninhalt erbrechen können, wurden Tiere, deren Honigblaseninhalt mit Farbstoff markiert war, mit hungrigen Artgenossen zusammengesetzt.

In fünf Versuchen wurden gefütterte Drohnen, die zu hungrigen Arbeiterinnen gesetzt worden waren, $^1/_2$ — $1^1/_2$ Stunden beobachtet. Es zeigte sich, daß die Bienen die Drohnen sorgfältig ableckten, zum Teil mehr oder weniger intensiv benagten und gelegentlich anbettelten. In zwei Versuchen konnte ich beobachten, daß hungrige Arbeiterinnen Drohnenkot aufleckten. Das Anbetteln der Drohnen geschah relativ selten, wogegen die Arbeiterinnen sich untereinander fast fortlaufend anbettelten. Auf Betteln reagierten die Drohnen entweder überhaupt nicht oder sie wendeten sich zur Seite oder liefen davon. Nie konnte beobachtet werden, daß sie die bettelnde Biene fütterten. Sicherheitshalber wurden trotzdem einige Arbeiterinnen, die längere Zeit eine Drohne angebettelt hatten, auf Farbstoff untersucht. In ihren Honigblasen wurde jedoch nichts gefunden.

In Kontrollversuchen reagierten Arbeiterinnen, die vorher mit Methylenblauzuckerwasser gefüttert worden waren, auf das Betteln der ersten hungrigen Biene sofort mit Erbrechen ihres Honigblaseninhalts. Untersuchte ich die Honigblase der gefütterten Biene, so fand ich dort erwartungsgemäß die Farbzuckerlösung wieder.

Darüberhinaus setzte ich mit Farbzuckerlösung gefütterte Drohnen zu hungrigen Arbeiterinnen, ohne zu beobachten. Gleichzeitig wurden zur Kontrolle gefütterte und hungrige Arbeiterinnen zusammengesetzt.

Es wurden Drohnen im Alter von 1 — 47 Tagen mit Arbeiterinnen im Alter von 1 — 25 Tagen zusammengesetzt, und zwar immer eine Drohne zu einer Gruppe von 6 gleichaltrigen Arbeiterinnen. Die Arbeiterinnen in den Kontrollversuchen hatten ein entsprechendes Alter. Die einzelnen Kombinationen wurden 2 — 4 Stunden in Widdelkästchen im Dunkeln aufbewahrt. Danach tötete ich die Tiere und untersuchte die Därme auf Farbstoff.

In 46 Versuchen mit gefütterten Drohnen war in 42 Fällen keine Spur des Farbstoffs in den Därmen der zugesetzten hungrigen Arbeiterinnen zu finden. Mehrfach waren die Arbeiterinnen am Ende des Versuchs sehr matt oder bereits tot. In 36 Kontrollversuchen, in denen je eine gefütterte Arbeiterin zu 6 hungrigen gesetzt worden war, wurde dagegen in 30 Fällen in den Därmen der letzteren Farbstoff gefunden. Es gibt verschiedene Möglichkeiten, wie Farbstoff außer durch Fütterung durch Drohnen in die Honigblasen der Arbeiterinnen gelangen konnte: Erstens können die Arbeiterinnen gefärbte Kotflüssigkeit der Drohne aufgeleckt haben. Daß hungrige Bienen Drohnenkot aufleckten, konnte ich zweimal beobachten. Zweitens hatte in einem Versuch die Drohne gestülpt und wahrscheinlich (s. S. 17) gleichzeitig „gespuckt". Vermutlich hatten die Arbeiterinnen von diesem Material zu sich genommen. Drittens können die Arbeiterinnen durch Ablecken der Drohnen Farbstoff zu sich genommen haben, obwohl alle Drohnen nach dem Füttern aus der Pipette mit Filtrierpapier abgewischt wurden.

Es besteht große Wahrscheinlichkeit, daß in den vier Fällen, in denen die an eine Drohne verfütterte Farblösung in den zugesetzten hungrigen Arbeiterinnen wiedergefunden wurde, die Farbe nicht durch Fütterung von Seiten der Drohnen in die Honigblasen der Arbeiterinnen gelangt ist. Möglicherweise haben auch bei den Ergebnissen von Gösswald und Kloft (1958) die angeführten Fehlerquellen eine Rolle gespielt.

Beides, die Beobachtungen sowie die Ergebnisse obiger Versuche, haben mich zu der Überzeugung geführt, daß Drohnen nicht füttern können. Eine Tätigkeit im Volk bei der Nektarweitergabe kann ihnen infolgedessen nicht zugeschrieben werden.

Dieses Ergebnis entspricht auch insofern der Erwartung, als Füttern und Weitergeben nicht nur Erbrechen ist, sondern Erbrechen im Rahmen von Instinkten — Sammeln, Füttern und in Zusammenhang damit Weitergeben —, die nur die Arbeiterinnen bzw. die Weibchen, nicht aber die Männchen, die Drohnen, besitzen.

Unter diesem Gesichtspunkt wurden auch Königinnen untersucht. Zwei Königinnen reagierten auf Nagelprobe bzw. bei Chloroformbetäubung mit Spucken. Ob Königinnen unter bestimmten Bedingungen füttern können, ist bisher noch nicht untersucht worden. Hamann (1955) und Butler (1952) sahen an einer Königin, die einem fremden Volk zugesetzt worden war, eine ähnliche „Demuthaltung" wie sie von Arbeiterinnen bekannt ist. Die Biene senkt Kopf und Abdomen und bietet ihrem Gegenüber Futter an. Ich setzte hungrige Arbeiterinnen zu jeweils einer mit gefärbtem Zuckerwasser gefütterten Königin. In allen Fällen, in denen es zum Anbetteln kam, reagierte die Königin prompt mit Füttern. Nach Beendigung einer beobachteten Fütterung untersuchte ich die gefütterte Arbeiterin und fand in jedem Fall die Farbzuckerlösung in ihrer Honigblase wieder. Bei 5 von 8 untersuchten Königinnen konnte ich auf diese Weise eindeutig ein Füttern nachweisen.

Drohnen konnten zwar ihren Honigblaseninhalt passiv erbrechen, wenn auch nicht in dem Maße, wie es von Arbeiterinnen bekannt ist. Sie reagierten jedoch auf Betteln nicht mit Füttern. Dagegen können Königinnen nachweisbar ihren Honigblaseninhalt aktiv

erbrechen. Das aktive Erbrechen des Honigblaseninhalts kommt offenbar nur den Bienenweibchen zu.

III. Flugdrohnen

Mein Bestreben war zunächst, Näheres über das Verhalten der Flugdrohnen im *Stock* zu erfahren.

Zu diesem Zweck wurde an 12 verschiedenen Tagen mit fluggünstigem und flugungünstigem Wetter jeweils eine Flugdrohne 3—6 1/2 Stunden hintereinander beobachtet. Die Beobachtungszeit lag zwischen 6.30 und 17.30 Uhr. Insgesamt beobachtete ich 10 verschiedene Drohnen im Alter von 9—36 Tagen. Während dieser Einzelbeobachtungen wurden auch die übrigen Drohnen im Stock möglichst im Auge behalten.

Die Flugdrohnen verbrachten außerhalb der Flugzeit nur etwa 2/3 ihrer Zeit ruhend (s. Abb. 1). Sie waren also etwas aktiver als die Stockdrohnen. Die von FREE (1957) beobachteten Drohnen bettelten, wenn sie älter als eine Woche waren, überhaupt nicht mehr, wurden auch nicht mehr gefüttert, sondern versorgten sich ausschließlich selbst. Dagegen beobachtete ich an 61 Drohnen im Alter von 12—26 Tagen neben 54 selbständigen Futterentnahmen auch 24 Fütterungen, obwohl sich genügend unverdeckelter Honig in den Beobachtungsstöcken befand.

Die Flugpausen wurden von den Drohnen dazu benutzt, sich für den nächsten Flug mit Honig zu versorgen. Dementsprechend war die Dauer recht kurz. Sie lag zwischen 1/2 und einigen Min. Ich konnte nicht feststellen, was die einzelnen Drohnen veranlaßt, jeden Tag zu einer bestimmten Zeit sich zum Ausflug zu rüsten. Das Benagen (s. S. 15), das noch häufiger an Flugdrohnen als an Stockdrohnen ausgeübt wurde, kann hiermit nicht in ursächlichem Zusammenhang stehen, denn nach Ende der Flugzeit wurden ebensoviele Drohnen benagt, wie vor der Flugzeit. Bei Regenwetter findet kein Drohnenflug statt. An mehreren Regentagen konnte ich einzelne Drohnen beobachten, die zur gewohnten Zeit zum Flugloch liefen, dann aber entweder bereits auf dem Flugbrett Kehrt machten oder nach einem kurzen Flug wieder im Stock verschwanden.

Die statistischen Angaben von HOWELL und USINGER (1933) über *Drohnenflüge* kann ich im wesentlichen bestätigen. Einige weitere, auch rein statistische Feststellungen sollen kurz erwähnt werden. Von 173 Drohnen bekannten Alters wurde die Dauer der einzelnen Flüge sowie der Flugpausen festgestellt. Es zeigte sich, daß die jüngeren Drohnen kürzere Zeit flogen als die älteren, denn die mittlere Flugdauer stieg etwas mit zunehmendem Alter. Weiter war in 193 von 215 (also 90 %) Fällen der erste Flug an einem Tag der kürzeste. Die mittlere Flugdauer der ersten Flüge gegenüber allen weiteren Flügen betrug bei 31 Drohnen 13 : 25 Min.

IV. Das Verfliegen

Um das Verfliegen der Drohnen zu untersuchen, sind eine genügend große Anzahl möglichst gleichartiger Völker sowie ein übersichtliches Gelände wichtige Voraussetzungen. Beides kann von einem Zoologischen Institut inmitten des Großstadtgetriebes nicht erfüllt werden. Es ist zu wünschen, daß dies interessante Thema des Verfliegens im Zusammenhang mit dem ebenso unerforschten Gebiet der Sinnesleistungen der Drohnen an geeigneter Stelle in Angriff genommen wird.

V. Nahrung

A. Die Nahrung der Stockdrohnen

A_1 Untersuchungen über die Art der Nahrung

Wie bereits ausgeführt (s. S. 10), werden die Stockdrohnen einerseits gefüttert und nehmen andererseits selbst Honig aus den Zellen. Es erhebt sich nun die Frage nach der

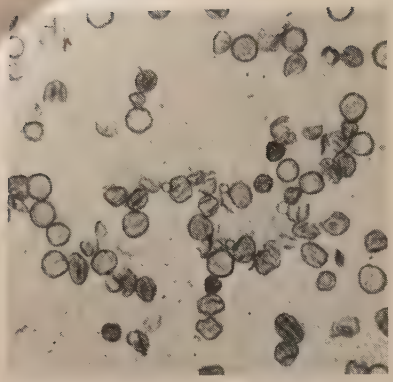

Abb. 5: Pollen aus der Honigblase einer dreitägigen Drohne. Die Pollenkörner liegen inmitten einer trüben Flüssigkeit.

Art der verfütterten Nahrung. Um der verfütterten Nahrung habhaft zu werden, fing ich Drohnen im Alter von 1—8 Tagen nach einer Fütterung aus dem Beobachtungsstock und untersuchte entweder den gesamten Darm oder nur die Honigblase.

Die mikroskopische Untersuchung der Därme von 68 1- bis 8tägigen Drohnen zeigte, daß sich bei jeder Drohne mindestens in einem Darmabschnitt Pollen befand. Die Honigblasen enthielten nach einer Fütterung in etwa der Hälfte aller Fälle Pollen in wechselnder Menge (s. Abb. 5). Die Pollenzugabe zur Nahrung schien nicht vom Alter der Drohne abzuhängen, denn in den Honigblasen jüngerer wie älterer Stockdrohnen fand ich gleich oft Pollen. Im Mitteldarm vorhandener Pollen war fast immer zu einem oder mehreren Klumpen zusammengeballt, die von peritrophischen Membranen in derselben Weise umhüllt waren, wie es von Arbeiterinnen bekannt ist. Die Kotblasen enthielten in ähnlicher Weise verpackte Pollenballen sowie zahlreiche leere Pollenschalen.

Um sicher zu sein, daß die Honigblasen nur verfütterte Nahrung enthielten, untersuchte ich zunächst nur 2- bis 3tägige Drohnen, denn ältere konnten schon zusätzlich selbst Honig zu sich genommen haben.

In den Honigblasen 2- bis 3tägiger Stockdrohnen konnten in Bezug auf Farbe, Aussehen und Pollengehalt 7 verschiedene Flüssigkeiten festgestellt werden (s. Tab 1, A, a). Der Zuckergehalt von 30 Honigblaseninhalten lag zwischen 12 % und 48 %, der pH-Wert schwankte zwischen 4,2 und 5,4 (s. Tab. 1, B, a). Die chromatographische Untersuchung von 19 Honigblaseninhalten ergab in allen Fällen einen reichen Gehalt an ninhydrinpositiven Substanzen. Nach den immer kräftig angefärbten Startflecken kann man die Anwesenheit von Peptiden und Proteinen vermuten.

Um für die verschiedenen in den Honigblasen 2- bis 3tägiger Stockdrohnen gefundenen Flüssigkeiten eine Vergleichsbasis zu haben, untersuchte ich in derselben Weise Honig, Futtersaft junger Arbeitermaden und Arbeitermadenmischfutter.

Honig wurde 10 verschiedenen Zellen des Beobachtungsstockes, aus dem auch die Drohnen stammten, entnommen. Die verschiedenen Futtersäfte saugte ich mit Hilfe von Glaskapillaren aus Zellen mit offener Brut, wobei die Größe der Made als Kriterium für ihr Alter genommen wurde.

Bei einem Vergleich der untersuchten Flüssigkeiten stellt sich heraus, daß die an Stockdrohnen verfütterte Nahrung kein reiner Honig ist. Das geht hervor aus den Unterschieden im Zuckergehalt, im pH-Wert und im Pollenvorkommen (vgl. Tab. 1, B, a u. 1, B, b). Vor allem zeigten 4 Honigchromatogramme nach Entwicklung mit Ninhydrin nur sehr schwache Farbreaktionen.

Mit dem Futter jüngerer Arbeitermaden hatten die Inhalte von Drohnenhonigblasen zwar den im Vergleich zum Honig geringeren Zuckergehalt sowie einen gleichfalls erheblichen Gehalt an ninhydrinpositiven Substanzen gemeinsam. Dagegen zeigten sich im Pollengehalt und im pH-Wert große Unterschiede (vgl. Tab. 1, B, a u. 1, B, c). Auch waren Farbe und Aussehen der einzelnen Proben sehr unterschiedlich (vgl. Tab. 1, A, a u. 1, A, c). Am stärksten ähnelte die Nahrung der Stockdrohnen dem Mischfuttersaft älterer Arbeitermaden. Bei beiden schwankte der Zuckergehalt sowie der pH-Wert in etwa den gleichen Grenzen (vgl. Tab. 1, B, a u. 1, B, d). Eine weitere Gemeinsamkeit lag im hohen Gehalt an ninhydrinpositiven Substanzen. Als einzigen Unterschied fand ich, daß die

Tabelle 1

Vergleich der in den Honigblasen von Stockdrohnen gefundenen Flüssigkeiten mit Honig, Arbeitermadenfuttersäften und Honigblaseninhalten bestimmter Arbeiterinnen.

a = Honigblaseninhalte 2- bis 3tägiger Stockdrohnen.

b = Inhalte von offenen Honigzellen.

c = Futtersaft aus Zellen mit unter 3 Tage alter Arbeiterbrut.

d = Futtersaft aus Zellen mit über 3 Tage alter Arbeiterbrut.

e = Honigblaseninhalt von Arbeiterinnen, die entweder gerade eine Stockdrohne fütterten oder sich im Brutnest aufhielten (siehe Text).

A. Vergleich in Bezug auf Farbe, Konsistenz und Pollengehalt

Beschaffenheit der Flüssigkeit	a	b	c	d	e
farblos, klar, kein Pollen	12	—	3	—	10
farblos, klar, Pollen	4	—	—	—	1
weiß, trübe, kein Pollen	—	—	12	—	3
weiß, trübe, Pollen	2	—	—	—	—
gelblich, klar, kein Pollen	14	10	—	1	10
gelblich, klar, Pollen	5	—	—	9	6
gelblich, trübe, kein Pollen	2	—	—	—	2
gelblich, trübe, Pollen	8	—	—	10	11
Summe	47	10	15	20	43

B. Vergleich in Bezug auf Zuckergehalt, pH-Wert und Pollengehalt

	Zucker (%)	pH-Wert	Anzahl der Fälle, in denen Pollen gefunden wurde
a	12 — 48 Mittel 30	4,2 — 5,4 Mittel 4,7	12 von 30
b	56 — 76 Mittel 64	4,2	0 von 10
c	20 — 31 Mittel 24	4,0 — 4,2 Mittel 4,1	0 von 15
d	14 — 42 Mittel 28	4,2 — 5,2 Mittel 4,7	19 von 20
e	4 — 53 Mittel 26	3,8 — 5,4 Mittel 4,6	13 von 43

Mischfutterproben fast immer Pollen enthielten, die Inhalte von Drohnenhonigblasen aber nur in etwa der Hälfte aller Fälle (vgl. Tab. 1, B, a u. 1, B, d).

Nach Zander (1913), v. Rhein (1933) und Gontarski (1954) ist im Arbeitermischfutter außer Pollen, Honig und Wasser auch Drüsensekret enthalten. Die oben beschriebene Ähnlichkeit der Nahrung von Stockdrohnen mit Arbeitermischfutter läßt vermuten, daß auch dieser Drüsensekret beigemischt ist. Dafür spricht vor allem die in etwa 1/4 aller Fälle festgestellte Trübheit sowie der immer vorhandene hohe Gehalt an ninhydrinpositiven Substanzen. Nun kann jener jedoch aus dem Pollen stammen. Setzt man voraus, daß geringe Pollenmengen, die ja bereits nach kurzer Zeit in den Mitteldarm übertreten (Schreiner 1952), in der Honigblase keine Spuren hinterlassen, so kann man annehmen, daß zumindest in allen Fällen, in denen sich im Honigblaseninhalt einer Stockdrohne kein Pollen befand, die ninhydrinpositiven Substanzen durch Drüsensekretion der Arbeiterin dazugekommen sind.

A_2 Untersuchungen zur Herkunft der Nahrung

Es ließ sich leicht nachweisen, daß Drohnen außerhalb des Volkes Pollen in reiner Form annehmen. Obwohl nie beobachtet wurde, daß Drohnen ihren Kopf in Zellen mit Pollen stecken, kann also die Möglichkeit nicht von der Hand gewiesen werden, daß Drohnen gelegentlich selbst Pollen aus den Zellen nehmen.

Es hatte sich herausgestellt, daß Stockdrohnen von Brutpflegebienen mit Honigblaseninhalt gefüttert werden (s. S. 17). Da die an Stockdrohnen verfütterte Nahrung eine mischfutterähnliche Beschaffenheit aufwies, würde folgen, daß in den Honigblasen von Arbeiterinnen, die Drohnen füttern, sich ebenfalls diese Flüssigkeiten befinden. Da mir aus der Literatur nicht bekannt war[6]), daß Arbeiterinnen etwas anderes als Honig oder Pollen in ihren Honigblasen haben, mußte diese Folgerung nachgeprüft werden.

Die Methode, Drohnen während der Fütterung im Beobachtungsstock abzufangen und ihre Honigblaseninhalte mit denen der fütternden Arbeiterinnen zu vergleichen, ließ sich nicht anwenden, denn die Honigblasen bettelnder Drohnen sind nicht immer leer. Ich untersuchte deshalb zunächst die Honigblaseninhalte von Arbeiterinnen, die gerade im Begriff waren, eine Drohne zu füttern. Es gelang jedoch in den seltensten Fällen, die fütternde Biene abzufangen, bevor sie den größten Teil ihres Honigblaseninhalts an die Drohne verfüttert hatte. Darüberhinaus untersuchte ich Arbeiterinnen, die sich im Brutnest aufhielten oder ihren Kopf in eine Zelle mit offener Brut steckten.

In etwa 80 % aller Fälle hatten Bienen, die sich im Brutnest aufhielten, leere oder mit Honig gefüllte Honigblasen. In denen der restlichen, insgesamt 34, sowie in den Honigblasen von 9 Arbeiterinnen, die gerade eine Drohne füttern wollten, fand ich in Bezug auf Zuckergehalt, pH-Wert und Aussehen ähnliche Flüssigkeiten wie die in den Honigblasen von Stockdrohnen (vgl. Tab. 1, A, a u. 1 A, e; 1, B, a u. 1, B, e). Auch der Gehalt an ninhydrinpositiven Substanzen war erwartungsgemäß hoch. Demnach ist es sehr wahrscheinlich, daß die Stockdrohnen ihre mischfutterähnliche Nahrung aus den Honigblasen *bestimmter Arbeiterinnen* verfüttert bekommen.

In diesem Zusammenhang interessiert, ob Flüssigkeiten in der Honigblase von Drohnen eine Veränderung durch Zusätze durch den Drohnenkörper erfahren. Höchstwahrscheinlich ist dies nicht der Fall. Ein Übertritt der eigenen Drüsensekrete in die Honigblase kann nicht angenommen werden, denn die Schlunddrüsen, deren Sekret es bewirkt, daß Zuckerwasser in Honigblasen von Arbeiterinnen u. a. starke Veränderungen in Bezug auf Zuckergehalt und pH-Wert erfährt (Gauhe 1940, Pasedach-Poeverlein 1941, Gontarski 1957), sind bei Drohnen entweder rudimentär oder fehlen völlig. Aus dem Mitteldarm kann höchstwahrscheinlich auch keine Flüssigkeit in die Honigblase gelangen (Metzer 1910, Trappmann 1923).

Pasedach-Poeverlein (1941) stellte an 37 Drohnen fest, daß verfüttertes Zuckerwasser nach 30 Min. nur in sehr geringem Maße, nämlich zwischen 0,07 % und 0,89 % verdünnt worden war. Ich verfütterte an 17 Drohnen im Alter von 5—15 Tagen 15 bis 20 cmm Saccharoselösung, deren Konzentration und ph-Wert bekannt war. Entweder unmittelbar darauf oder nach ½, 1 bzw. 2 Std. untersuchte ich die Honigblaseninhalte. In 15 Fällen konnte refraktometrisch keine Änderung der Zuckerkonzentration festgestellt werden; auch der pH-Wert war konstant geblieben. Zwei Honigblasen waren bereits leer. Acht Honigblaseninhalte untersuchte ich chromatographisch. In keinem Fall waren ninhydrinpositive Substanzen festzustellen.

Hiernach ist es wahrscheinlich, daß die Flüssigkeit, die sich nach einer Fütterung in der Honigblase einer Stockdrohne befindet, so wie sie ist, aus der Honigblase der fütternden Arbeiterin stammt.

Zusammenfassend kann über die verfütterte Nahrung der Stockdrohnen ausgesagt werden, daß sie in ihrer Zusammensetzung dem Mischfutter älterer Arbeiterinnenmaden

---

[6]) Hoffmann (1960) beobachtete kürzlich Arbeiterinnen, die bereits abgesetzten Futtersaft aus Weiselzellen wieder aufleckten.

ähnelt. Im einzelnen besteht sie aus verschiedenen, z. T. pollenhaltigen Flüssigkeiten, die sehr wahrscheinlich nur aus den Honigblasen der fütternden Arbeiterinnen stammen.

B. Die Nahrung der Flugdrohnen

Die älteren, flugfähigen Drohnen versorgen sich nach unseren bisherigen Kenntnissen nur im Stock mit Honig und zwar hauptsächlich durch selbständige Entnahmen aus den Zellen. Jedoch ist es durchaus nicht selten, daß auch sie betteln und gefüttert werden (s. S. 19). Es interessierte auch hier die Art der verfütterten Nahrung.

Die Darmuntersuchungen an 92 Flugdrohnen im Alter von 9—43 Tagen ergaben, daß auch die Nahrung der Flugdrohnen gelegentlich Pollen enthält. In etwa 1/3 der Fälle befanden sich im Darm, meist in der Kotblase, geringe Mengen Pollen. Die Untersuchung der Honigblaseninhalte von 6 Flugdrohnen, die von Arbeiterinnen gefüttert worden waren, in Bezug auf Zuckerkonzentration, pH-Wert und ninhydrinpositive Substanzen zeigte, daß es sich in allen Fällen um Honig handelte. In einem Fall war dem Honig etwas Pollen beigemischt.

An anderer Stelle wurde bereits festgestellt (s. S. 13), daß flugfähige Drohnen bei 35° C im Thermostaten 1—6 mg Zucker pro Stunde verbrauchten. Dem widersprechen die Beobachtungen nicht, insofern als man bei ein und derselben Drohne zwischen den Nahrungseinnahmen erhebliche Zeitabstände feststellen kann. So steckte z. B. Drohne Nr. 42 (35 Tage alt) um 6.28 Uhr etwa 15 Sek. lang ihren Kopf in eine Zelle mit Honig, der 70 % Zucker enthielt, wurde 6.30 Uhr 75 Sek. lang gefüttert und reichte damit bis 11.44 Uhr, um dann, nach vorherigem ergebnislosem Betteln, schließlich ihren Kopf in eine Honigzelle zu stecken.

Bevor Drohnen ausfliegen, füllen sie sich geradeso wie die Arbeiterinnen (Beutler 1937) ihre Honigblase mit Honig (Free 1957). Um die Menge des Vorrats sowie den Verbrauch während einer bestimmten Flugzeit zu ermitteln, wurden Drohnen vor dem Ausflug bzw. nach der Rückkehr getötet und ihre Honigblasen herauspräpariert. Durch Wägen der gefüllten Honigblasen und anschließende refraktometrische Bestimmung des Zuckergehalts vom Inhalt konnte die jeweils in einer Honigblase enthaltene absolute Zuckermenge ermittelt verden.

Das Gewicht der Honigblasen von 93 ausfliegenden Drohnen lag zwischen 10 und 43 mg, meist um 30 mg. Nach Berechnung der Zuckermenge in Honigblasen von 93 ausfliegenden und 62 zurückkehrenden Drohnen sowie 177 Beobachtungen über die Flugdauer von Drohnen der entsprechenden Altersstufen kann ich angeben, daß eine Drohne während 30 Flugminuten etwa 14 mg Zucker verbraucht. Dabei wurden Faktoren wie Wind, Temperatur, Flugschnelligkeit außer acht gelassen. Außerdem wurde vorausgesetzt, daß die Drohnen die ganze Zeit über fliegen.

Jongbloed und Wiersma (1934) sowie Beutler (1937) geben für fliegende Arbeiterinnen einen Verbrauch von etwa 10 mg Zucker pro Arbeiterin und Stunde an. Demnach verbraucht eine fliegende Drohne fast das dreifache wie eine fliegende Arbeiterin.

VI. Geschlechtsreife

Untersuchungen über Faktoren, die die Geschlechtsreife der Drohnen beeinflussen können.

Eine Drohne kann als geschlechtsreif bezeichnet werden, wenn alle Voraussetzungen für eine erfolgreiche Begattung gegeben sind. Allgemein vorauszusetzen ist eine normale Embryogenese und Organogenese aller Teile der Geschlechtsorgane. Weiter sind Spermiogenese, Schleimbildung, Spermienwanderung und Stülpfähigkeit als wichtigste Voraussetzungen hervorzuheben. Nicht immer sind alle erwähnten Voraussetzungen erfüllt. McLain (1885), Bishop (1920) und Kurennoi (1953) berichten von Drohnen, die entweder keine Spermien oder keinen Schleim aufwiesen. Diese Angaben kann ich bestätigen. Untersuchungen an 524 Drohnen im Alter von 6—47 Tagen im Sommer 1959 zeigten, daß im Frühjahr die Zahl der anomalen Drohnen am größten war und im Laufe des

Tabelle 2

Auftreten von anomalen Drohnen

Befund über die Drohnen	Mai		Juni		Juli	
	Anzahl	Prozentsatz	Anzahl	Prozentsatz	Anzahl	Prozentsatz
normal	70	76,1 %	187	92,1 %	219	95,7 %
kein Sperma	20	21,7 %	15	7,4 %	2	0,9 %
kein Schleim	0	0	0	0	4	1,7 %
weder Sperma noch Schleim	2	2,2 %	1	0,5 %	4	1,7 %
Summe	92		203		229	

Sommers abnahm (s. Tab. 2). Auf ein und denselben Reiz, beispielsweise Druck auf das Abdomen, reagieren nicht alle Drohnen mit Stülpen, sondern nur ein gewisser Prozentsatz, der nach Bishop (1920) und Kurennoi (1953) vom Alter der Drohne abhängt.

Die Tatsache, daß nicht immer alle Voraussetzungen für die Geschlechtsreife gegeben sind, führt zu der Frage, von welchen Faktoren die Geschlechtsreife der Drohne abhängt. Ich beschränkte mich darauf, den Einfluß von Imaginalnahrung und Flugbetätigung zu untersuchen.

A. Untersuchungen über den Einfluß der Imaginalnahrung

Die Differenzierung der Geschlechtsorgane sowie die Spermienbildung sind dem Einfluß der Imaginalnahrung entzogen, denn beide sind normalerweise schon abgeschlossen, wenn die Drohne schlüpft. Die Untersuchung darf sich also auf Schleimbildung, Spermienwanderung und Stülpfähigkeit beschränken.

Die Nahrung der Stockdrohnen enthält, abgesehen von dem in seiner Zusammensetzung unbekannten Drüsensekretanteil, normalerweise neben Kohlehydraten (aus dem Honig) auch Eiweiß (aus dem Pollen), wohingegen die Flugdrohnen fast ausschließlich Kohlehydrate zu sich nehmen. Da nun sowohl die Schleimbildung (1.—8. Lebenstag) als auch die Spermienwanderung (2.—8. Lebenstag) zeitlich mit der Aufnahme eiweißreicher und futtersafthaltiger Nahrung, also vom Schlüpfen bis zum 7./9. Lebenstag, zusammenfällt, erhebt sich die Frage nach einem Zusammenhang zwischen Nahrung, Spermienwanderung und Schleimbildung.

Zur Untersuchung dieses Zusammenhangs wurden frisch geschlüpfte Drohnen mit bestimmten Diäten aufgezogen und auf Mangelerscheinungen untersucht. Vorversuche ergaben entgegen Feststellungen anderer Autoren, daß frisch geschlüpfte Drohnen außerhalb des Volkes ohne Arbeiterinnen lebensfähig sind (s. S. 13). Das Zuchtergebnis zeigte, daß Drohnen nicht ganz so unselbständig sind, wie man bisher angenommen hat. Sie können sofort nach dem Schlüpfen selbst Nahrung zu sich nehmen und kommen auch für längere Zeit ohne das Füttern der Arbeiterinnen aus. Das mittlere Alter aller 821 aufgezogenen Drohnen betrug 5,5 Tage. Die älteste Drohne zählte 22 Tage.

Den Versuchstieren wurden folgende Diäten geboten: Kohlehydratnahrung in Form von Zuckerwasser bzw. Zuckerteig und Wasser (=ZT) *oder* Kohlehydrat-Eiweißnahrung in Form von Pollenzuckerteig und Wasser (= PZT). Normalen Drohnen sowie den Diättieren wurden in Altersabständen von 1 Tag die Geschlechtsorgane herauspräpariert und in Insekten-Ringerlösung mikroskopisch untersucht. Es erwies sich als zweckmäßig, die Drohnen kurze Zeit vor der Untersuchung kalt zu stellen oder mit kaltem Wasser zu inaktivieren. Bereits Bishop (1920) hatte festgestellt, daß Kälte die Reizbarkeit der Drohnen sehr herabsetzt. Bei diesem Verfahren hatte ich kaum Ausfälle durch stülpende Drohnen oder solche mit einer „Spermatophore" im Sinne Zanders (1951).

Die Länge der Schleimdrüsen wurde mit einem Stechzirkel abgegriffen. Eine genauere Messung, etwa mit einem Objektmikrometer, erübrigte sich, denn bei geringster Berührung kontrahierte sich oft der proximale Abschnitt der Schleimdrüsen. Die hierdurch verursachte Deformation des distalen Abschnitts führte zu einer Verlängerung oder Verkürzung der Schleimdrüsen um schät-

zungsweise $^1/_{10}$—$^2/_{10}$ mm, eine Beeinträchtigung der Meßwerte, die ich hinnehmen mußte. Die gemessenen Strecken sind aus Abb. 6 ersichtlich. Nach histologischen Untersuchungen von Bishop (1920) ist mit der Schleimsekretion vom Schlüpfen der Drohne bis etwa zum 6. Lebenstag eine Längenzunahme der Schleimdrüsen von 3 $^1/_2$ mm auf 5—5 $^1/_2$ mm verbunden. Die Länge der Schleimdrüsen kann also als ungefähres Maß für die Schleimbildung benutzt werden.

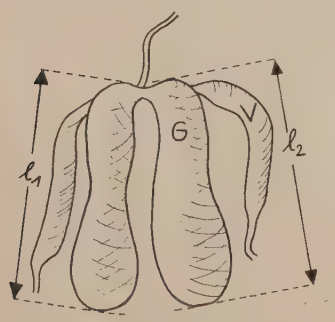

Abb. 6: Zur Längenmessung von Schleimdrüsen. Die Strecken l_1 und l_2 wurden abgegriffen. G = Schleimdrüse; V = Samenblase.

Die Untersuchung *normaler Drohnen* bestätigte die Befunde von Bishop (1920) und Kurennoi (1953). Die Spermienwanderung erfolgte zwischen dem 3. und 9. Lebenstag (siehe Tab. 3, a). Endgültige Länge und endgültiger Füllungszustand der Schleimdrüsen waren am 5./6. Lebenstag erreicht. Die Länge schwankte nach diesem Alter zwischen 4$^1/_4$ und 5$^1/_2$ mm. Die meisten Schleimdrüsen maßen jedoch 5 mm (siehe Tab. 4, a).

Bei insgesamt 56 *ZT-Diätdrohnen* im Alter von 2 bis 13 Tagen stellte ich fest, daß sich die Spermien regelmäßig dort befanden, wo sie bei normalen, gleichaltrigen Drohnen auch gefunden wurden (siehe Tab. 3, b). Die Hoden waren in natürlichem Maße geschrumpft. Die Spermienwanderung war also völlig normal erfolgt. Dagegen waren die Schleimdrüsen der ZT-Diättiere nicht in einem ihrem Alter entsprechenden Zustand (siehe Abb. 7, b). Es schien sich nicht um

Tabelle 3
Spermienwanderung bei Drohnen

Alter der Drohnen in Tagen	In Hoden nur unbewegl. Spermienbündel, Samenblase leer			In Hoden und Samenblasen bewegl. Spermien			In Hoden keine Spermien mehr, Samenblasen gefüllt			Zahl der untersuchten Individuen		
	a	b	c	a	b	c	a	b	c	a	b	c
1	5									5		
2	5	4	2							5	4	2
3	3	4	5	2	1	1				5	5	6
4		2	1	4	8	5				4	10	6
5		1		4	5	6				4	6	6
6				4	9	4				4	9	4
7				4	7	6				4	7	6
8				5	3	7				5	3	7
9				2	4	2	2	2	4	4	6	6
10					1		6	1	5	6	2	5
11							6	2	5	6	2	5
12							6	2	5	6	2	5
über 12							28		4	28		4

a = normale Drohnen; b = Drohnen mit Zuckerteigdiät; c = Drohnen mit Pollenzuckerteigdiät.

eine zeitliche Verzögerung der Schleimbildung zu handeln, sondern um ein Stehenbleiben des Sekretionsprozesses, denn die Schleimdrüsen von 3- bis 16tägigen Drohnen befanden sich in einem gleichermaßen unterentwickelten Zustand. In keinem Fall hatten die Drüsen ihre normale Länge erreicht. Die Schleimdrüsen maßen zwischen 3,5 und 4,5 mm, meistens 4 mm, also etwa $^4/_5$ der normalen Länge (siehe Tab. 4, b). Von fünf 7tägigen ZT-Diätdrohnen konnten drei durch Decapitieren zum Stülpen gebracht werden.

Gegen die Erwartung fand ich bei 62 *PZT-Diätdrohnen* hinsichtlich aller untersuchten Gesichtspunkte keinen Unterschied zu den ZT-Diätdrohnen aus vorigem Versuch (siehe Tab. 3, c und 4, c sowie Abb. 7, c).

Abb. 7: Schleimdrüsen und Samenblasen von Drohnen.

7a: Von einer 11tägigen normalen Drohne.

7b: Von einer 11tätigen Zuckerteigdiätdrohne.

7c: Von einer 15 tägigen Pollenzuckerteigdiätdrohne.

7d: Von einer 10 tägigen Drohne, die mit Brutammen aufgezogen wurde.

Tabelle 4

Länge der Schleimdrüsen von normalen Drohnen und solchen, die unter bestimmten Bedingungen (siehe Text) aufgezogen wurden

Anzahl der untersuchten Schleimdrüsenpaare				Länge der Schleimdrüsen in mm
a	b	c	d	
Normale Drohnen	Drohnen mit ZT	Drohnen mit PZT	Drohnen mit Brutammen	
0	4	6	0	$3^1/_2$
0	5	8	0	$3^3/_4$
0	13	18	4	4
1	4	10	10	$4^1/_4$
16	4	5	9	$4^1/_2$
17	0	0	4	$4^3/_4$
37	0	0	0	5
19	0	0	0	$5^1/_4$
13	0	0	0	$5^1/_2$

Diese Ergebnisse über Drohnen mit und ohne Pollennahrung geben folgende Aufschlüsse. Der Einfluß des von Drohnen selbst aufgenommenen Pollens erstreckt sich auf keine der drei untersuchten Voraussetzungen für die Geschlechtsreife. Ferner kann die festgestellte Mangelerscheinung — ungenügende Schleimbildung — nicht mit dem Fehlen dieses Pollens zusammenhängen, da sie gleichermaßen bei ZT- und PZT-Drohnen gefunden wurde. Die Vermutung liegt nahe, daß die Mangelerscheinung am Fehlen bestimmter Substanzen liegt, die in der PZT-Nahrung nicht enthalten sind. Der Verdacht fällt auf den Drüsensekretanteil im Mischfutter der Drohnen.

Als beste Möglichkeit, den Drohnen das gewohnte Mischfutter zukommen zu lassen, schien mir die direkte *Fütterung durch Arbeiterinnen.* Frisch geschlüpften Drohnen wurde die 4- bis 5fache Anzahl Arbeiterinnen zugesetzt, und zwar wurden jene im Alter von 5—10 Tagen direkt einem Volk entnommen und jeden Tag ausgewechselt.

Die derart aufgezogenen Drohnen zeigten sich in Hinsicht auf Spermienwanderung und Stülpfähigkeit normal. Die Schleimbildung war zwar keinesfalls in normalem Ausmaß erfolgt, aber gegenüber den Drohnen aus den bisherigen Versuchen war ein deutlicher Fortschritt festzustellen (siehe Abb. 7, d). Die Schleimdrüsen erreichten fast $^9/_{10}$ der natürlichen Länge (siehe Tab. 4, d). Dieses Ergebnis spricht dafür, daß im Futter, das Stockdrohnen von normal entwickelten 5- bis 10tägigen Arbeiterinnen erhalten, Substanzen sind, die die Schleimbildung positiv beeinflussen.

Eine zufällige Beobachtung spricht dafür, daß möglicherweise die im Brutnest herrschende, konstante Temperatur von 35 ° C von Bedeutung für den normalen Ablauf der Spermienwanderung ist. Zwei Drohnen, im Thermostaten bei 28 ° C 15 Tage alt geworden, hatten noch Spermien in den Hoden. Die Hodengröße entsprach der von neuntägigen normalen Drohnen.
Die Ursache für das völlige Fehlen von Schleim konnte nicht geklärt werden, da ein derartiger Fall nach keiner der angebotenen Diäten auftrat.

B. Untersuchungen über den Einfluß des Fluges auf die Geschlechtsreife

Schließlich ist noch die Frage zu prüfen, ob die Flugbetätigung der Drohnen ihre Stülpfähigkeit beeinflußt, denn alle anderen Voraussetzungen zur Geschlechtsreife sind, wie erwähnt, normalerweise bei einer flugfähigen Drohne bereits gegeben. In der Literatur sind hierüber nur widersprechende Meinungen zu finden. Einen geringen positiven Einfluß des Fluges auf das Stülpvermögen stellte KURENNOI (1954) fest. Von zurückkehrenden Drohnen stülpten 6—9 % mehr als von ausfliegenden. Dagegen berichtet WOYKE (1955), daß von ausfliegenden Drohnen 7 % mehr stülpten als von zurückkehrenden.

Vor dem Flugloch eines Volkes sitzend, war mir aufgefallen, daß Drohnen, die an einem Tag zum ersten Mal ausflogen, langsam aus dem Flugloch hervorkamen, sich lange putzten und gemächlich davonflogen, wogegen Drohnen bei späteren Ausflügen aufgeregt hervorstürzten, sich höchstens kurz putzten und meist sehr schnell aufflogen, überhaupt sehr erregt schienen. Es war daraufhin naheliegend, dem Faktor des „Schongeflogenseins" eine Bedeutung beizumessen. Meine Methode bestand darin, Drohnen vor dem ersten Ausflug zu vergleichen mit solchen, die vom ersten Flug zurückkehrten und solchen, die zum zweiten Flug starteten. Es wurde Wert darauf gelegt, annähernd gleichaltrige Drohnen zu vergleichen.

Etwa zwei Wochen vor Versuchsbeginn setzte ich einem 10-Waben-Standvolk an mehreren aufeinanderfolgenden Tagen jedesmal 50 — 100 frisch geschlüpfte, gezeichnete Drohnen zu. Im Versuch wurde einige Stunden vor regulärem Drohnenflugbetrieb eine Drohnenfalle vor das Flugloch des Volkes gestellt. Hatten sich die ersten Drohnen darin gefangen, tötete ich diese und entfernte die Falle. Von den vorläufig nur ausfliegenden Drohnen wurden abwechselnd zwei kurz vor dem Start mit einem Farbklecks auf dem Thorax versehen, eine sofort decapitiert. Decapi-

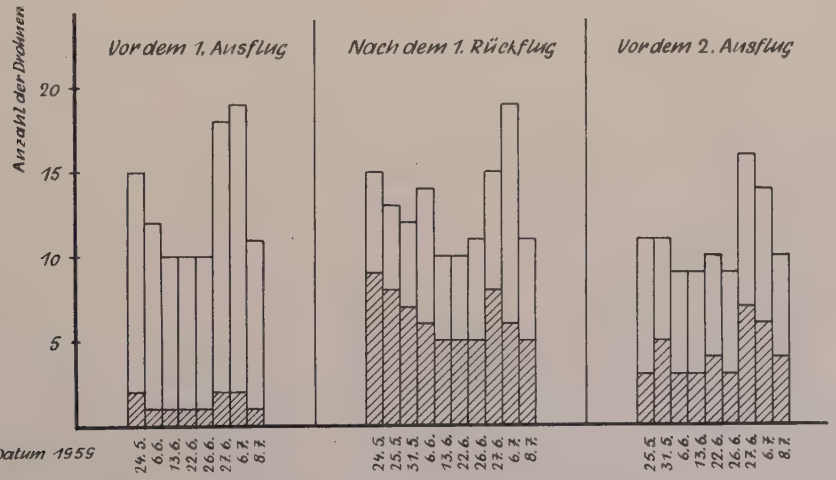

Abb. 8: Einfluß des Fluges auf das Stülpvermögen von Drohnen. Verglichen werden Drohnen vor dem ersten Ausflug mit solchen, die vom ersten Flug zurückkehrten und solchen, die zum zweiten Ausflug starteten. Alle Drohnen wurden decapitiert. Schraffiert = Anzahl der Drohnen, die stülpten. Unschraffiert = Anzahl der Drohnen, die nicht stülpten.

tieren wählte ich deshalb, weil es im Interesse der Untersuchung lag, einen möglichst gleichartigen Reiz auf die Drohnen auszuüben (vgl. Bishop 1920). Nach etwa 1/4 — 1/2 Std. wurde von den nunmehr vom ersten Flug zurückkehrenden Drohnen eine decapitiert, eine ließ ich ungehindert in den Stock einfliegen. Gleichzeitig wurden sämtliche ausfliegenden, markierten Drohnen (jetzt also zum zweiten Flug) gefangen und decapitiert. Sämtliche Drohnen, ob gestülpt oder nicht, wurden anschließend auf Sperma und Schleim untersucht. Es zeigte sich hierbei, daß auch Drohnen ohne Schleim bzw. Sperma stülpen können.

Nach 10 Versuchstagen, an denen ich insgesamt 334 Drohnen im Alter von 6 bis 47 Tagen untersuchte, kann ich folgende Aussagen machen. Die Drohnen waren *vor dem ersten Flug* nur schwach reizbar. Im Durchschnitt aller Versuchstage stülpten nur 12 % (vgl. Abb. 8). Bei der *Rückkehr vom ersten Flug* waren die Drohnen maximal reizbar. Im Durchschnitt stülpten 52 % (vgl. Abb. 8). Von den Drohnen, die *vor dem zweiten Ausflug* untersucht wurden, stülpten im Durchschnitt aller Tage 38 % (vgl. Abb. 8).

Der Flug hatte also offenbar einen starken positiven Einfluß auf das Stülpvermögen gehabt. Ferner zeigte sich, daß zwischen der deutlichen Erregung der Drohne — sichtbar an schnellen, fast hastigen Bewegungen und häufigem Ventilieren — und dem Flug ein Zusammenhang bestand, denn die Erregung beobachtete ich erst bei der Rückkehr vom ersten Flug.

In diesem Zusammenhang ist folgendes interessant: Im Thermostaten bei 35 ° C ruhende Flugdrohnen verbrauchten im Mittel 3 mg Zucker in einer Stunde (s. S. 13). Dagegen benötigten Drohnen während 30 Minuten Flug unter bestimmten Voraussetzungen schätzungsweise 14 mg Zucker (s. Seite 23). Der Verbrauch einer fliegenden Drohne gegenüber einer ruhenden beträgt demnach etwa das 10fache. Diesem starken Verbrauch entspricht eine erhebliche Stoffwechselsteigerung. Den positiven Einfluß des Fluges auf die Stülpfähigkeit der Drohnen kann man demnach folgendermaßen erklären: Durch den Flug wird der Stoffwechsel der Drohne erheblich gesteigert und diese damit in einen Erregungszustand versetzt, der sie besonders befähigt, auf entsprechende Reize mit Ausstülpen ihres Begattungsorgans zu reagieren.

Die Erklärung von Fyg (1952), daß die während des Fluges gefüllten Luftsäcke das Stülpen begünstigen, mag auch zutreffen. Danach müßten diese nicht nur wie bei den Arbeiterinnen im Dienste der Atmung stehen, sondern hätten eine Nebenfunktion auszuüben.

Obiger Erklärung kommt auch der Befund entgegen, daß vor dem zweiten Ausflug weniger Drohnen zum Stülpen gebracht werden konnten als bei der Rückkehr vom ersten Flug. Es ist offenbar so, daß die Erregung der Drohne während der Flugpausen abnimmt. Nach Beendigung der Flüge sinkt die Erregung schnell auf normale Lebhaftigkeit ab. Sieben Drohnen, die vom letzten Flug an dem betreffenden Tag zurückkehrten, machten nach wenigen Minuten des Umherlaufens keinen sonderlich erregten Eindruck mehr.

Nachdem sich gezeigt hatte, daß der Flug einen positiven Einfluß auf das Stülpvermögen der Drohnen hat, interessiert die Frage, ob dieser Einfluß von einer bestimmten Form des Fluges abhängt, beispielsweise von seiner Dauer oder seiner regelmäßigen, das heißt täglichen Ausübung.

An zwei verschiedenen Tagen wurden außerhalb der Flugzeit, um 9.30 Uhr, jeweils 11 — 14 im Volk ruhende Drohnen im Alter von 18 — 25 Tagen sofort decapitiert, ohne daß sie vorher die Möglichkeit hatten zu schwirren. Dieselbe Anzahl gleichaltriger Drohnen wurde in eine Drohnenfalle gesteckt und in der Sonne bei etwa 25 — 30 ° C aufgestellt. Nach 5 — 10 Minuten lebhaften Umherlaufens und Schwirrens ließ ich sie gegen eine Fensterscheibe fliegen und decapitierte sie anschließend. Das Ergebnis war eindeutig. Von 24 ruhenden Drohnen hatten zwei gestülpt (8 %), dagegen von 25 schwirrenden 16 (64 %), also achtmal soviel.

Weiter untersuchte ich Drohnen, die bis zum Alter von 11 — 16 Tagen nicht geflogen waren. Das Flugloch des Versuchsvolkes wurde zu diesem Zweck mit einem Absperr-

gitter versehen. Um eine Vergleichsbasis mit den bisher untersuchten Drohnen zu haben, wurden annähernd entsprechende Anzahlen Drohnen vor dem ersten Flug, beim ersten Rückflug und beim Start zum zweiten Flug decapitiert. Bei insgesamt 66 Drohnen lag der Prozentsatz der Stülpenden bei 28 %. Er lag damit nur wenig unter dem der Drohnen, denen ein täglicher Flug gestattet war (siehe Abb. 8), denn bei diesen betrug der Prozentsatz der Stülpenden im Mittel 33 %.

Dieses Ergebnis spricht gegen die Befunde von KURENNOI (1953), bestätigt aber die Erfahrung von LAIDLAW (1954), daß eine regelmäßige Flugausübung zur Geschlechtsreife nicht nötig ist (s. Seite 12). Schließlich kann eine Drohne unter natürlichen Verhältnissen auch keine regelmäßigen Flüge unternehmen, sondern muß oft tagelang, z. B. bei Regenwetter oder starkem Wind, im Stock bleiben.

Es hatte sich also weiter herausgestellt, daß Drohnen den zum Stülpen günstigen Erregungszustand bereits nach kürzerer Flugbetätigung erreichten, ferner, daß ein regelmäßiger Flug keinen erheblichen Einfluß auf ihre Stülpfähigkeit hatte.

VII. Paarung

Soweit wir heute über den Paarungsablauf bei der Honigbiene informiert sind, besteht keine endgültige Klarheit darüber, auf welche Weise sich die beiden Partner finden. Näheres über Paarungsspiele und den Beginn der Kopulation ist nicht bekannt, ebenso ist die Stellung der Partner noch umstritten. Allein der Begattungsvorgang konnte in seinen wesentlichsten Punkten dank mühevoller Arbeit rekonstruiert werden (Zitate siehe Seite 12). Weitere Beobachtungen und Untersuchungen zu diesem Thema sind nötig.

VIII. Drohnenabtrieb

Im Herbst noch vorhandene Drohnen werden vom Volk im Laufe des Drohnenabtriebs beseitigt. Die Todesursache dieser Drohnen ist nicht genau bekannt, ist aber vermutlich in mehreren Faktoren zu suchen. Zu der häufig geäußerten Vermutung, daß die Drohnen verhungern, möchte ich eine Beobachtung anführen. Im Herbst 1958 fand ich vor verschiedenen Völkern zahlreiche tote Drohnen, deren Honigblasen z. T. noch gut gefüllt waren.

Über die gewiß vielfältigen Ursachen des Drohnenabtriebs wissen wir kaum etwas. Eingehendere Untersuchungen zu diesem Problem sowie zu der Frage, ob normalerweise ein Teil der Drohnen dem Abtrieb entgeht und überwintert, stehen noch aus.

Schlußbetrachtung

Betrachtet man das Leben der Drohnen vom Zeitpunkt des Schlüpfens an, so sind deutlich zwei Abschnitte zu unterscheiden, eine Stock- und eine Flugperiode.

In die Stockperiode fallen Vorgänge der Reifung der Drohne, also Schleimbildung und Spermienwanderung. Die Stockdrohnen erhalten von den Arbeiterinnen eine besondere Nahrung verfüttert. Diese stammt aus der Honigblase der fütternden Arbeiterin und ähnelt auffallend dem Mischfutter, das ältere Arbeitermaden erhalten. Außer Honig und Pollen enthält sie weitere wichtige Bestandteile, bei denen es sich vermutlich um Drüsensekrete der Arbeiterin handelt. Sehr wahrscheinlich sind jene Bestandteile für eine ausreichende Schleimbildung von Bedeutung.

Auf den zeitlichen Ablauf der Spermienwanderung sind Nahrungsunterschiede ohne Einfluß. Selbst bei reiner Zuckerwasserdiät läuft sie normal ab. Jedoch wird die im Brutnest konstante Temperatur von 35 ° C für den normalen Ablauf der Spermienwanderung notwendig sein. Vermutlich halten sich Stockdrohnen deshalb mit Vorliebe im Brutnest auf; vielleicht auch, weil sie dort leichter eine fütterbereite Arbeiterin finden.

Stockdrohnen haben ein großes Ruhebedürfnis. Außer Sichputzen, gelegentlichem Umherwandern, Betteln und Honigfressen üben sie keine Tätigkeiten aus. Eine Aufgabe im

Volk bei der Nektarweitergabe (Gösswald und Kloft 1958) kann ihnen nicht zugeschrieben werden, da ihnen die Fähigkeit fehlt, aktiv ihren Honigblaseninhalt zu erbrechen. Diese Fähigkeit kommt nur Arbeiterinnen und Königinnen zu. Insgesamt nimmt die Stockdrohne nicht aktiv am Geschehen im Volk teil. Die dort herrschende Brutnesttemperatur und das ihnen verabreichte Futter trägt jedoch zu ihrer Geschlechtsreife bei.

Zu dem Zeitpunkt, zu dem die Drohne ihre ersten Orientierungsflüge unternimmt oder auch schon unternommen hat, d. h. etwa am 10. Lebenstag, kann sie morphologisch und physiologisch als geschlechtsreif bezeichnet werden (Bishop 1920).

Während die Drohne im ersten Lebensabschnitt ihre Geschlechtsreife erlangt, geht sie im zweiten Abschnitt ihrer eigentlichen Aufgabe nach. Sie unternimmt unter günstigen Wetterbedingungen regelmäßig Paarungsausflüge. Die Flugbetätigung hat einen starken positiven Einfluß auf das Stülpvermögen der Drohnen. Durch das Fliegen wird der Stoffwechsel der Drohne gewaltig gesteigert und sie damit in einen Erregungszustand versetzt, der sie besonders befähigt, auf entsprechende Reize mit Ausstülpen ihres Begattungsorgans zu reagieren. Es ist deshalb auch verständlich, daß eine regelmäßige, d. h. tägliche Flugbetätigung keinen sonderlichen Einfluß auf das Stülpvermögen hat, sondern daß der zum Stülpen günstige Erregungszustand bereits nach kürzerer Flugbetätigung erreicht wird.

Die Nahrung der Flugdrohnen besteht fast ausschließlich aus Honig, den diese sich zum großen Teil selbst aus den Zellen nehmen. Ruhende Flugdrohnen verbrauchen in einer Stunde bei 35 ° C etwa im Mittel 3 mg Zucker, fliegende Drohnen dagegen unter bestimmten Voraussetzungen das 10fache. Aus dieser Ernährungsart kann man schließen, daß analog den Sammelbienen keine Aufbaustoffe, sondern nur noch Betriebsstoffe benötigt werden.

Drohnen sind völlig auf die Gemeinschaft des Bienenvolkes angewiesen. Nur unter bestimmten Vorsichtsmaßnahmen, unter natürlichen Kleinklimabedingungen und wenn es gelingt, sie genügend Nahrung aufnehmen zu lassen, sind sie längere Zeit außerhalb des Volkes lebensfähig. Ihre Unselbständigkeit beruht darauf, daß ihnen zahlreiche Instinkte und Fähigkeiten der Arbeiterinnen abgehen.

Beziehungen zwischen den Drohnen sind nicht bekannt, außer, daß sie sich mit Vorliebe in Gesellschaft ihresgleichen zur Ruhe setzen [7]). Beziehungen zwischen Drohnen und Arbeiterinnen sind zweierlei Art. Die Drohnen werden auf Betteln hin von Arbeiterinnen einer bestimmten Altersstufe gefüttert. Stockdrohnen sowie Flugdrohnen erhalten Honigblaseninhalt, die Stockdrohnen ein besonderes Mischfutter, die Flugdrohnen jedoch Honig. Das setzt voraus, daß die Arbeiterinnen die verschieden alten Drohnen unterscheiden können. Diese Fähigkeit beweisen sie auch beim Drohnenabtrieb. Während ältere Drohnen bereits ausgestoßen werden, erhalten jüngere noch Futter [8]). Seltsamerweise werden Drohnen bereits im Frühjahr in einer ähnlichen Weise benagt, wie es in intensiverer Form beim Drohnenabtrieb zu beobachten ist. Im Volk kann man keinerlei Beziehungen zwischen Königin und Drohnen beobachten.

Zusammenfassung

Es war möglich, frisch geschlüpfte Drohnen außerhalb des Volkes ohne Arbeiterinnen bis zu einem Durchschnittsalter von 5,5 Tagen und einem Maximalalter von 22 Tagen am Leben zu erhalten.

Ein bisher nicht bekanntes Benagen der Drohnen durch Arbeiterinnen im Stock wurde beschrieben.

Arbeiterinnen im Brutammenalter lassen auf das Betteln einer Drohne hin dieser kein Schlunddrüsensekret entgegenfließen, sondern erbrechen ihren Honigblaseninhalt. Bei

[7]) Eine ähnliche Neigung zum Beisammensein ist von den Männchen der Gattung *Halictus* bekannt.

[8]) Hier kann ich entsprechende Beobachtungen von FREE (1957) bestätigen.

Drohnen konnte im Gegensatz zu Arbeiterinnen und Königinnen kein Füttern, also aktives Erbrechen des Honigblaseninhalts, nachgewiesen werden.

Stockdrohnen erhalten verschiedene, z. T. pollenreiche, mehr oder weniger mischfutterähnliche Flüssigkeiten von den Arbeiterinnen verfüttert. Diese nach einer Fütterung in den Honigblasen von Stockdrohnen befindlichen Flüssigkeiten stammen vermutlich unverändert aus den Honigblasen der Fütterbienen.

Flugdrohnen nehmen entweder selbst Honig zu sich oder bekommen Honig verfüttert. Der Verbrauch einer fliegenden Drohne beträgt mit durchschnittlich etwa 14 mg Zucker in 30 Flugminuten das 10fache einer ruhenden Flugdrohne.

Der Einfluß der Imaginalnahrung auf die Geschlechtsreife wurde an gekäfigten Drohnen untersucht. Bei Drohnen, die nur selbst Zuckerteig oder Pollenzuckerteig zu sich nehmen konnten, war die Schleimbildung bedeutend geringer als bei normalen Drohnen. Bei Drohnen, die mit Brutammen gehalten wurden, war die Schleimbildung in reichlicherem, wenn auch noch nicht normalem Ausmaß erfolgt. Spermienwanderung und Stülpfähigkeit waren von Nahrungsunterschieden unabhängig.

Die Flugbetätigung hat einen starken positiven Einfluß auf die Stülpfähigkeit der Drohnen. Drohnen sind vor dem ersten Ausflug nur schwach, bei der Rückkehr vom ersten Ausflug aber sehr viel stärker erregbar. Bis zum zweiten Ausflug ist die Erregung bereits wieder etwas abgesunken. Der zum Stülpen günstige Erregungszustand wurde bereits nach kürzerer Flugbetätigung erreicht. Ein regelmäßiger Flug hatte keinen erheblichen Einfluß auf die Stülpfähigkeit.

Summary

Newly emerged drones were kept alive, outside the colony, without worker honeybees for 5 1/2 days on an average, the maximum of their length of life being 22 days.

A not yet known gnawing of drones by worker bees, in the hive, is described.

Soliciting drones are not fed on the pharyngeal glands' secretion of nurse bees but on regurgitated content of their honey sac. Drones could not be observed feeding other individuals, i. e. there was no active regurgitating of honey sac content by drones. „Hive drones" are fed different fluids, partially rich in pollen and more or less like mixed brood food. These fluids in the honey stomach of drones that had been fed probably originated unchanged from nurse bees' honey sacs.

„Flying drones" either are fed on honey or help themselves to it. A flying drone's consumption of sugar — on an average 14 mg in 30 Min — is 10 times that of a resting drone.

On caged drones, imaginal nutrition's influence on sexual maturity was studied.

The secretion of their mucous glands was significantly lesser than normally when flying drones only were eating by themselves candy or pollen-candy. Drones kept with nurse bees secreted more mucous but still lesser than normal drones.

Migration of the spermatozoa and the drone's ability to evert the endophallus were not influenced by differences in food. Flying activity is of great positive influence on the eversion. Before their first flight, drones are less easily stimulated than after their return. Until the second flight, the excitement is already weakened. After a short flying activity, the drone is in a most favorable condition to evert his genitalia. Regular flight is not of significant influence on the drone's ability of eversion.

Résumé

En moyenne des faux-bourdons isolés furent conservés en vie dès l'éclosion jusqu'à 5 1/2 jours. La durée maxima de vie était 22 jours.

Un rongement des mâles par les ouvrières, dans la ruche, jusqu'à présent inconnu, est décrit.

Les mâles solliciteurs ne reçoivent pas de la sécrétion des glandes pharyngiennes, mais ils sont nourris au contenu regurgité du jabot des ouvrières.

Au contraire des ouvriéres et des reines, on n'observait pas des faux-bourdons qui nourrissaient d'autres individus, c'est-à-dire, iln'y a pas une regurgitation active du contenu de leur jabot. Les „mâles domestiques" reçoivent des ouvrières de différents liquides qui sont en partie riches en pollen et plus ou moins ressemblants à la bouillie mélangée. Le liquide se trouvant dans le jabot du mâle après qu'il fut nourri par l'ouvrière, probablement provient inchangé du jabot de l'ouvrière.

Les „mâles volants" ou se nourrissent seuls de miel ou sont nourris des ouvrières au miel. La consommation d'un faux-bourdon volant — en moyénne 14 mg en 30 min — se monte au décuple du mâle restant. L'influence de la nourriture imaginale sur la maturité sexuelle fut étudiée à des mâles encagés. Chez les mâles se nourrissant seuls de candi ou de candi avec du pollen, la sécrétion des glandes muqueuses était inférieure d'une manière significative à celle-ci des mâles nor-

maux. La sécretion des mâles tenus avec des nourricières était plus abondante mais pas encore normale.

La migration des spermatozoides et la capacité du mâle d'entrer en érection ne furent pas influencée par des différences de nourriture, tandis que l'exercice du vol était d'une grande influence sur l'excitation. Avant le premier essor, les mâles ne sont guère excités. En rentrant à la ruche l'excitement est plus fort, mais s'affaiblit jusqu'au deuxième essor. Après une courte action de vol le faux-bourdon se trouve dans une excitabilité très favorable pour entrer en érection. Un vol régulier n'influe pas considérablement sur la capacité d'entrer en érection.

Literatur:

Alfonsus: (Titel unbekannt) 1894. Zit. nach *E. Zander* (1947), s. d. S. 90.
Alpatov, V. und Safyanova, V.: Gegenseitige Nahrungsbeziehungen bei den Bienen (in russ.). Priroda *4*, 60, 1950. Ref. in Bee World *32*, Seite 79.
Arnhart, L.: Der unausgestülpte Penis der Drohne von Apis mellifica L. Arch. Bienenk. *18*, 1—23, 1937.
Beecken, W.: Über die Putz- und Säuberungshandlungen der Honigbiene. Arch. Bienenk. *15*, 213—275, 1934.
Berlepsch, A. v.: Die Biene und ihre Zucht. Mannheim 1873, 584 Seiten.
Beutler, R.: Über den Blutzucker der Biene. Z. vergl. Physiol. *24*, 71—115, 1937.
Bichtler, E.: Durch CO_2 zu Drohneneiern und gesteigerter Honigleistung. Dtsch. Bienenz. 2, 4—5, 1952.
Bishop, G. H.: Fertilization in the honey bee. I. The male sexual organs: their histological structure and physiological functionning. J. exp. Zoology *31*, 225—267, 1920.
Böttcher, F. K.: Was taugt die Belegstelle? Der Imkerfreund 2, 115, 1947.
Büdel, A. und Herold, E.: Biene und Bienenzucht. München 1960, 379 Seiten.
Butler, C. G. (1939): The drifting of drones. Bee World 20, 140—142, 1939.
— (1952): (Titel unbekannt) 1952. Zit. nach J. D. FREE (1959), s. d. S. 195.
Buttel-Reepen, H. v. (1915): Leben und Wesen der Bienen. Braunschweig 1915, 300 Seiten.
— (1923): Memory of location in queens. Amer. Bee J. *63*, 25—27, 1923. Zit. nach *Lecomte* (1958), s. d. S. 35.
Chauvin, R.: Biologie de l'Abeille. Fécondation. Les routes des mâles. Annales de l'Abeille *1*, 45, 1958.
Cramer, F.: Papierchromatographie. Weinheim 1958, 215 Seiten.
Crane, E.: The drone. Bee World *35*, 113—115, 1954.
Diaz, C. R.: Mating behaviour (Congregation of drones). Austral. Beekeeper *56*, 229,1955.
Doolittle: (Titel unbekannt) 1892. Zit. nach Buttel-Reepen (1915), s. d. S. 129.
Dzierzon, J. (1845): (Titel unbekannt) Eichstädt. Bienenz. *1*, 113, 1845. Zit. nach *Ribbands* (1953), s. d. S. 257.
— (1849): Beleuchtungen des Verfassers zu des Herrn *Brüning* Beleuchtung der „Theorie und Praxis". Bienenz. *5*, 119—120, 1849. Zit. nach *Free* (1959), s. d. S. 129.
Free, J. D. (1957): The food of adult drone honey bees. Brit. J. animal behav. *5*, 7—11, 1957.
— (1959): The transfer of food between adult members of a honeybee community. Bee World *40*, 193—201, 1959.
Fürst, H.: Drohnenkugeln. Arch. Bienenk. *2*, 17, 1920.
Fyg, W.: The process of natural mating in the honeybee. Bee World *33*, 129—139, 1952.
Gauhe, A.: Über ein glukoseoxydierendes Enzym in der Pharynxdrüse der Honigbiene. Z. vergl. Physiol. *28*, 211—253, 1940.
Gösswald und Kloft, W.: Radioaktive Isotope zur Erforschung des Staatenlebens der Insekten. Umschau *24*, 743—745, 1958.
Götze, G.: Wie stark verfliegen sich Drohnen an einem größeren Bienenstand? Leipz. Bienenz. *68*, 223—225, 1954. Zit. nach *Lecomte* (1958), s. d. S. 35.
Gontarski, H. (1949): Mikrochemische Futtersaftuntersuchungen und die Frage der Königinnenentstehung. Die Hess. Biene *85*, 89—92, 1949.
— (1954): Untersuchungen über die Verwertung von Pollen und Hefe zur Brutpflege der Honigbiene. Z. Bienenf. *2*, 161—180, 1954.
— (1957): Was machen die Bienen mit dem Trockenzucker? Imkerkalender 1957, 149—155.
Gygly, K.: Späte Drohnen. Schweiz. Bienenz. *10*, 426, 1959.
Hammann, E.: Wer hat die Initiative bei den Ausflügen der Jungkönigin, die Königin oder die Arbeiterinnen? Diplomarbeit Berlin 1955.
Haydak, M. H. (1950): The food of the drone larvae. Ann. Ent. Soc. Amer. *50*, 73—75, 1950.
— (1958): Do the nurse honey bees recognize the sex of larvae? Sciene *127*, 1113, 1958.
Hoffmann, I.: Untersuchungen über die Herkunft von Komponenten des Königinnenfuttersaftes der Honigbienen. Z. Bienenf. *5*, 101—111, 1960.
Howell, D. E. and *Usinger, R. L.:* Observations on the flight and lenght of life of drone bees. Ann. Ent. Soc. Amer. *26*, 239—246, 1933.
Jean-Prost, P.: Zusammenfassung der über den Hochzeitsflug der Königin angestellten Beobachtungen. XVII. Int. Bienenzüchterkongreß 1957.
Jongbloed, D. J. and *Wiersma, C. A. G.:* Der Stoffwechsel der Honigbiene während des Fliegens. Z. vergl. Physiol. *21*, 519—533, 1934.
Kalnitzni, A.: Erfolgreiche Paarung von Königinnen durch überwinterte Drohnen (in russ.) 1949 Zit. nach *Lecomte* (1958), s. d. S. 34.
Klatt, G.: Züchtungsmöglichkeiten an der Wasserkante. Arch. Bienenk. *10*, 318—321, 1929.
Köhler, A.: Neue Untersuchungen über den Futtersaft der Bienen. Verh. dtsch. Zool. Ges. *27*, 105—107, 1922.
Koshevnikov, G.: Zur Anatomie der männlichen Geschlechtsorgane der Honigbiene. Zool. Anz. *14*, 393—396, 1891.
Koska, J.: Drohnenflugweiten. Imkerfreund *10*, 42, 1955.
Kurennoi, N. M.: (1953): Wann sind die Drohnen geschlechtsreif? (in russ.) Pchelovodstvo *11*, 28—32, 1953. Übersetzt von M. SIMPSON (1954).
(1954): Flug und sexuelle Reife beim Drohn (in russ.) Pchelovodstvo *12*, 24—48, 1954. Ref. in Bee World *36*, S. 160.
Laidlaw, H. H.: Beekeeping management for the beebreder. Amer. Bee J. *94*, 92—95, 1954.
Lavrekhin, F. A.: Ein Problem der Biologie der Drohnen (in russ.). Pchelovodstvo *1*, 57—59, 1947. Zit. nach *Lecomte* (1958), s. d. S. 34.
Lecomte, J.: Que savons-nous du comportement des Faux-Bourdons? Annales de l'Abeille *1*, 31—39, 1958.
Levenets, I. P. (1951): Das Verfliegen der Drohnen (in russ.). Pchelovodstvo *1*, 25—30, 1951 Ref. in Bee World *33*, S. 142.
(1954): Flugweite der Drohnen (in russ.). Pchelovodstvo *8*, 36—38, 1954, Ref. in Bee World *36*, S. 95.
(1956a): Wieviel Futter wird verbraucht zur Aufzucht und zum Unterhalt von Drohnen? (in russ.) Pchelovodstvo *33*, 53—54, 1956, Ref. in Bee World *39*, S. 22.
1956b): Beobachtungen über die Vertreibung der Drohnen (in russ.). Pchelovodstvo *33*, 28—29, 1956, Ref. in Bee World *39*, S. 22.
Mackensen, O.: Effect of carbon dioxyde on initial oviposition of artificially inseminated and virgin queens. J. econ. Ent. *40*, 344—349, 1947.

McLain: Description of experiments on artifical insemination of queen bees etc. U. S. Commissioner of Agricult. Report 1885. Zit. nach *Bishop* (1920), s. d. S. 233.
Metzer, Ch.: Die Verbindungen zwischen Vorder- u. Mitteldarm bei den Bienen. Z. wiss. Zool. *96*, 593—571, 1910.
Meves, F.: Die Spermatocytenteilungen bei der Honigbiene. Arch. mikr. Anat. *71*, 1907, 414. Zit. nach *Zander* (1951), s. d. S. 149—151.
Michaelis, G.: Bau und Entwicklung des männlichen Begattungsapparates bei der Honigbiene. Z. wiss. Zool. *67*, 439—446, 1900.
Müller, E.: Über Drohnensammelplätze. Bienenvater *75*, 264—265, 1950. Zit. nach *Chauvin* (1958) s. d. S. 45.
Nachtsheim, H.: Cytologische Studien über die Geschlechtsbestimmung bei der Honigbiene. Arch. Zellf. *11*, 22—30, 1913.
Newell, W.: Inheritance in the honeybee. Science *41*, 218—219, 1915.
Nixon, H. L. and *Ribbands, C. R.:* Food transmission in the honey bee community Proc. roy. Soc. B *140*, 43—50, 1952.
Örösi-Pál, Z. (1956): Versuche über die Rolle der Mandibeldrüse der Honigbiene. Vortrag auf XVI. Int. Bienenzüchterkongreß in Wien 1956.
(1957): The role of the mandibular glands of the honeybee. Bee World *38*, 70—73, 1957.
(1959): The behaviour and nutrition of drones. Bee World *40*, 141—146, 1959.
Örtel, E.: Observations on the flight and length of life of drone honey bees. Ann. Ent. Soc. Amer. *46*, 497—500, 1956.
Örtel, E., Emerson, G. and *Wheeler, W. H.:* Transfer of radioactivity from worker to drone after ingestion of radioactive sucrose. Ann. Ent. Soc. Amer. *46*, 596—598, 1953.
Pasedach-Pöverlein, K.: Über das Spritzen der Bienen und über die Konzentrationsänderung ihres Honigblaseninhalts. Z. vergl. Physiol. *28*, 197—210, 1941.
Peer, D. F.: Further studies on the mating range of the honeybee. Canad. Entomol. *89*, 108—110, 1957.
Perepelova, L. J.: Die Brutammen (in russ.). Opyt. Pas. 429—520, 1928, Zit. n. FREE (1959), s. d. S. 129.
Petrunkewitsch, A.: Die Richtungskörper und ihr Schicksal im unbefruchteten Bienenei. Zool. Jb. *14*, 573—608, 1901.
Planta, A. v.: Über den Futtersaft der Bienen. Hoppe-Seyl. Z. physiol. Chemie *12*, 327—354, 1888.
Pyral, W. A.: Gathering places of drones. Amer. Bee J. *80*, 502, 1940.
Rhein, W. v. (1951): Über die Ernährung der Drohnenmaden. Z. Bienenf. *1*, 63—66, 1951.
(1933): Über die Entstehung des weiblichen Dimorphismus im Bienenstaate. Roux' Arch. Entw. mech. *129*, 601—665, 1933.
Ribbands, R.: The behaviour and social life of honeybees. Bee Res. Ass. London 1953, 352 S.
Ruttner, F. und *S.:* Über die Paarung der Bienenkönigin. Österr. Imker *3*, 206—211, *4*, 3—6, 27—30, 1953, 1954.
Ruttner, F. (1956a): Zur Frage der Spermaübertragung bei der Bienenkönigin. Insectes sociaux *3*, 351—359, 1956.
(1956b): The mating of the honeybee. Bee World *37*, 3—14, 1956.
(1957): Über die Sexualfunktionen der Honigbiene im Dienste ihrer sozialen Gemeinschaft. Z. vergl. Physiol. *39*, 577—600, 1957.
Schreiner, Th.: Über den Nahrungstransport im Darm der Honigbiene. Z. vergl. Physiol. *34*, 278—289, 1952.
Simpson, M.: Some recent Russian researches on bees and beekeeping. Bee Res. Ass. London 1954, 36 S.
Snodgrass, R. E.: The anatomy of the honeybee. U. S. Dept. Agric. Bur. Ent. Techn. Ser. *18*, 1910.
Spitzner, J.: Kritische Geschichte der Meinungen von dem Geschlechte der Bienen. Leipzig 1795.
Stumroll, J.: Beobachtungen beim Befruchtungsausflug der Königin am Wanderstand in Deutsch-Wagram. Arch. Bienenk. *2*, 126—127, 1920.
Trappmann, W.: Anatomie und Physiologie des Zwischendarms von Apis mellifica L. Arch. Bienenk. *5*, 190—212, 1923.
Wolf, E.: Eine Nachuntersuchung zur Cytologie der Honigbiene. Zool. Beitr. *5*, 373—391, 1960.
Woyke, J. (1955): Einfluß der Flüge auf die sexuelle Erregbarkeit der Drohnen (in poln.). Pszcelarstwo *8*, 1—3, 1955. Ref. in Bee World *38*, 1957, S. 24.
(1958): Der histologische Bau der Geschlechtsorgane der Drohne (in poln. mit engl. Zusammenfassg.). Poz. Towarzy Przyjac. Nauk Wydz. mat.-przyr. *19*, 1—51, 1958.
Woyke, J. und *Ruttner, F.:* An anatomical study of the mating process in the honeybee. Bee World *39*, 3—8, 1958.
Zander, E.: Handbuch der Bienenkunde in Einzeldarstellungen. I—V, Stuttgart 1947—1953. III. Der Bau der Biene 1951. IV. Das Leben der Biene 1913 und 1947.
Zander, E., Löschel, F. und *Meier, K.:* Die Ausbildung des Geschlechts bei der Honigbiene. Z. angew. Entomol. *3*, 1—74, 1916.

Anschrift des Verfassers:

Berlin-Dahlem, Königin-Luise-Str. 1—3, Zoologisches Institut der Freien Universität.

Lebenslauf

Am 20. 2. 1936 wurde ich als Tochter des Fachschuldirektors Dr. Walter MINDT und seiner Ehefrau Dr. med. Nelly MINDT, geb. BÖHNE, in Berlin geboren.

Von 1942 bis 1948 besuchte ich nacheinander die Grundschulen in Berlin-Steglitz, Biemke/Minden-Westfalen, Kirchhain/Niederlausitz und im Anschluß daran die Gertraudenschule in Berlin-Dahlem, wo ich im Februar 1954 die Reifeprüfung ablegte. Im gleichen Jahr begann ich an der Naturwissenschaftlichen Fakultät der Freien Universität Berlin mein Studium der Zoologie. Die Vordiplomprüfung legte ich im Wintersemester 1956 ab. Im Frühjahr 1958 begann ich unter der Leitung von Professor Dr. Werner ULRICH im Zoologischen Institut der Freien Universität Berlin mit der Anfertigung einer Dissertationsarbeit. Seit Mai 1960 bin ich im Zoologischen Institut als Wissenschaftliche Hilfsassistentin beschäftigt.